Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft

zu Jena.

Vierzigster Band.

Neue Folge, Dreiunddreissigster Band.

Erstes Heft.

Mit 6 Tafeln und 45 Figuren im Text.

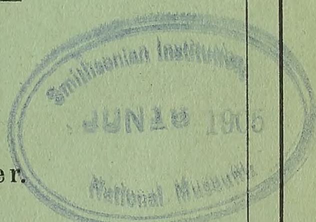
Inhalt.

Preis: 16 Mark.

Jena,

Verlag von Gustav Fischer.

1905.



Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.

Ausgegeben am 31. Mai 1905.

Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft
zu Jena.

Vierzigster Band.

Neue Folge, Dreiunddreissigster Band.

Mit 29 Tafeln und 117 Abbildungen im Texte.



Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1905.

Inhalt.

Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und der phylogenetischen Beziehungen der Gordiiden.

Von

Dr. Max Rauther.

Hierzu Tafel I—IV.

Die hier mitgeteilten Untersuchungen sollen ein Versuch sein, der merkwürdigen Gruppe der Saitenwürmer (Gordiiden) auf Grund der Kenntnis ihres feineren Baues einen gesicherten Platz im natürlichen System der Wurmtiere zu verschaffen. Im Hauptabschnitt der nachfolgenden Ausführungen ist die histologische Struktur aller Organsysteme des ausgewachsenen Gordius behandelt; danach wird der vergleichenden Betrachtung in Hinsicht auf ähnliche Wurmtypen ein verhältnismäßig breiter Raum zuzumessen sein. — Im Wesen der so gestellten Aufgabe liegt es, daß ich Neues meist nur in Einzelheiten werde bringen können; denn mit den Grundzügen der Anatomie unserer Tiere haben uns die vortrefflichen Untersuchungen von Meissner, Grenacher, Camerano, Vejdovský u. a. hinreichend bekannt gemacht, und die Ausführlichkeit meiner Mitteilungen wird sich oft nach den Lücken richten müssen, welche die zahlreichen Vorarbeiten hinterlassen haben. Ich hoffe aber, daß neben diesen meine Ausführungen, die mehrfach zu neuen Gesichtspunkten in der Beurteilung der Gordiidenorganisation führten, nicht ganz ohne Wert erscheinen werden.

Für die erste Anregung zur Beschäftigung mit der Morphologie der Gordiiden bin ich Herrn Professor Dr. H. E. Ziegler zu Dank verpflichtet. Im Sommersemester 1901 unter seiner Leitung begonnene Untersuchungen über das Cölom derselben kamen leider nicht zum Abschluß; später gewann der Gegenstand durch die zufällige Auffindung des Samentrichters für mich neuen Reiz, und, von der Cölomfrage ausgehend, kam ich dazu, allmählich auch über die anderen Organisationsverhältnisse einige Beobachtungen zu

sammeln. Letztere wurden ausgeführt in den zoologischen Instituten zu Tübingen und Jena; den Leitern derselben, den Herren Professoren Blochmann und Haeckel, möchte ich für die freundliche Ueberlassung der Institutshilfsmittel auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank abstatten; ebenso danke ich allen denjenigen Herren, die meine Studien durch die Schenkung frischen oder in Alkohol konservierten Gordiidenmaterials förderten.

Zur Untersuchung kamen nur zwei Species, die ich nach der Tabelle von F. Römer (1896) als Gordius tolosanus Baird und Gordius aquaticus Linné bestimmte. Von jeder Art lagen mir beide Geschlechter vor, aber nur in ausgewachsenen, meist freilebend im Wasser gefundenen Exemplaren. Einige wenige parasitisch in Laufkäfern gefundene Würmer zeigten sich in ihrer Organisation kaum von den freilebenden verschieden. Die hier geschilderten Befunde beziehen sich demnach nur auf die völlig geschlechtsreife Form der Gordiiden. Embryologische Beobachtungen habe ich nicht anstellen können; diese bleiben nach wie vor ein Desiderat, dessen Erfüllung allerdings schon von anderer Seite (Montgomery) verheißen worden ist.

Mit einem Wort erwähnt seien noch die nicht unbedeutenden technischen Schwierigkeiten, die sich der histologischen Untersuchung darbieten und die manchen Wunsch, gewisse Strukturen mit größerer Genauigkeit darzulegen, vereitelten. Die Härte der Cuticula läßt nur Serienschnitte von mindestens 5—6 μ Dicke zu. Fixiert wurde meist in Sublimat mit Eisessig oder Alkohol (heiß), ausnahmsweise mit Chrom- oder Pikrinsäuregemischen. Von allen Färbemitteln lieferte das Eisenhämatoxylinverfahren nach Heidenhain die besten Ergebnisse.

I. Beschreibender Abschnitt.

Epidermis.

Die äußerste, unter der Cuticula liegende Zellschicht wird meist als Hypodermis (oder Subcuticula) bezeichnet. Da sie durch ein einschichtiges Epithel repräsentiert wird, das, soweit sich dies topographisch und histologisch entscheiden läßt, als Produkt des äußeren Keimblattes aufzufassen ist, so darf sie, wie die entsprechende Zellschicht der Cölenteraten, Mollusken etc., als Epidermis bezeichnet werden; ich werde mich indessen im folgenden nicht streng an diesen Namen binden.

Die zellig-epitheliale Natur der Epidermis wurde zuerst von Meissner (1856)[1]) gesehen und abgebildet (l. c. Taf. V, Fig. 17).

1) Meissner nennt sie Perimysium (l. c. p. 74/75): „Obwohl diese Zellen ebensowohl der Ernährung der Haut, als den Muskeln

Vejdovský (1886), Camerano (1888) und Michel (1889) haben diesen Befund ausführlich bestätigt. Infolgedessen können Villots zu verschiedenen Zeiten (1881, 1887, 1889) sehr verschieden geäußerte Ansichten hier unerörtert bleiben, um so mehr als er sie 1891 (l. c. p. 356) zu Gunsten der vorgenannten größtenteils aufgibt.

Die Epidermis ist ein einschichtiges, gemischtes Epithel, in dem sich, außer den typischen Deckzellen, Drüsen-, Sinnes- und an gewissen Stellen Ganglienzellen finden.

Deckzellen. Die Funktion der Deckzellen ist die Erzeugung der Cuticula und deren Verbindung mit der Muskulatur. Sie sind im weitaus größten Teile des Wurmkörpers von kubischer bis flacher Gestalt; nur am Vorder- und Hinterende schlank prismatisch. Beide Formen gehen allmählich ineinander über. Es ist interessant zu beobachten, wie in der feineren Struktur beider Zelltypen der Einfluß funktioneller Reize (Muskelzug) zur Ausprägung kommt. Der erste Typus (vgl. Fig. 5, 23 *ep*), aus der Körpermitte, repräsentiert die normale Matrixzelle der Cuticula. Der Kern ist von ovalem Umriß, meist liegend orientiert, enthält ein lockeres Chromatingerüst. Das Protoplasma zeigt wabigen Bau, der bei noch parasitischen Stadien auch von Vejdovský (1894) mit größter Deutlichkeit beobachtet und abgebildet wurde (vgl. seine Fig. 18 u. 27). Eine schwach ausgeprägte Streifung senkrecht zur Epitheloberfläche ist meist zu beobachten und auf eine Anordnung der Waben in vertikalen Reihen zurückzuführen. Die Grenze gegen die Cuticula (s. u.) ist scharf. — Ein Centrosoma wurde von Vejdovský (1894, p. 653) bei jungen Stadien in der Nähe des Kernes, meist inmitten eines hyalinen Höfchens beobachtet. — Schlußleisten zwischen den peripheren Enden der Zellen konnte ich auf Querschnitten nicht beobachten. An Flächenschnitten sieht man ein polygonales Netzwerk wenig scharfer, dunkler Linien als Ausdruck der Zellgrenzen (Fig. 8 *s.l*) [1]).

---

dienen mögen, so will ich sie doch kurz als Perimysium bezeichnen, besonders da sie bei der Präparation stets mit der Muskelschicht in Verbindung bleiben." Auch Grenacher (1868, p. 325 u. Fig. 5) und v. Linstow (1877, p. 3, Fig. 4, nicht 5!) haben die zellige Natur der Subcuticula betont und auf Querschnitten abgebildet.

1) Nach Vejdovský (1894, p. 662) scheiden die Hypodermiszellen an ihrer Basis Muskelfibrillen ab, die im Sinne einer Ringmuskellage verlaufen und diese bei Gordius ersetzen sollen. Ich habe mich, obgleich es mir leicht gelang, die entsprechenden Dif-

Der zweite Typus, Zellen von schlank prismatischer Gestalt und oft beträchtlicher Höhe (Fig. 9, 14), zeigt eine kräftige Längsstreifung sehr deutlich ausgeprägt. Dieselbe rührt her von zahlreichen starren, der Zelllängsachse parallel verlaufenden, mit Eisenhämatoxylin kräftig sich schwärzenden Stützfibrillen. Die Ausbildung dieser letzten ist um so stärker, je mehr der Zug der Längsmuskeln in die Längsrichtung der Zelle fällt, am stärksten also an der Kopfkalotte und am Schwanzende [1]). Die Fibrillen beginnen mit etwas verdickter Basis am proximalen Ende der Zelle und treten peripher in die Cuticula über. Gelegentlich kommen Verklebungen zu derberen Fasern vor, wobei dann die Fibrillen am äußeren und inneren Zellende büschelförmig auseinander weichen (Fig. 9 *st.f.*). Zwischen den benachbarten Fibrillen bestehen Querverbindungen, die jedoch auf Längsschnitten schwer wahrzunehmen sind. Auf Querschnitten (Fig. 7) zeigen diese Zellen ein zartes Gerüstwerk mit polygonalen Maschen als Ausdruck des wabigen Plasmabaues. Es zeigt sich übrigens an günstigen Stellen deutlich, daß die Fibrillen in die Knotenpunkte des Gerüstes, d. h. zwischen die aneinander stoßenden Wabenwände eingelagert sind.

Auffallend ist, daß zwischen je zwei dieser Zellen meist ein geräumiger Abstand bleibt, was sich für die Ermittelung der horizontalen Zellverbindungen günstig erweist. Während die Epidermiszellen des ersten Typus ein einfach polygonales Flächenbild aufweisen, sieht man an Flächenschnitten durch die hohen Stützzellen (besonders bei Eisenhämatoxylinschwärzung) radiär sich ausbreitende Verbindungsfäden (Zellbrücken) von jeder Epithelzelle in das Plasma der benachbarten Zelle übertreten (Fig. 7). Aehnliche Bilder sind schon von Camerano (1888, Tav. I, Fig. 17) gegeben worden.

---

ferenzierungen im Darmepithel mit großer Schärfe darzustellen, vergeblich bemüht, diese Muskelfibrillen zu finden. Vielleicht liegt also doch eine Verwechslung mit Nervenfasern vor, die in ähnlicher Lage (wenn auch nicht intra cellulär) verlaufen (s. u. p. 735); dafür spricht auch der Umstand, daß Vejdovský die Fasern nur an der Hypodermis der Bauchseite feststellen konnte.

1) Diese exquisiten Stützzellen scheinen es zu sein, die Montgomery (1903) bei Paragordius, wo sie in ähnlicher Form und Lage vorkommen, für Sinneszellen gehalten hat: „In the head region these are exceedingly elongated and to a gradually diminishing degree in the medio-ventral line of the trunk also; such cells represent a particulary modified sensory type of the cuticular cells . . .“ (p. 394).

Die Drüsenzellen scheinen in der Haut des erwachsenen Gordius an Zahl sehr reduziert zu sein. Ich vermochte (außer an der Innenfläche der Schwanzgabel des ♂ und in der Kloake) nichts von ihnen wahrzunehmen. Vermutlich führen sie ein sehr vergängliches Dasein, denn nach VEJDOVSKÝ (1894, p. 659) entstehen sie aus den normalen Hypodermiszellen durch Degeneration ihres Kernes. — Sinnes- und Ganglienzellen des Epithels sollen erst im Abschnitt über das Nervensystem betrachtet werden.

Cuticula.

Die äußere Oberfläche der Epidermiszellen ist von einer mächtigen Cuticularschicht bedeckt. Bei den bisher untersuchten Gordiidenspecies werden von fast allen Autoren zwei Schichten der Cuticula unterschieden und, wenn auch verschieden benannt, meist übereinstimmend gekennzeichnet [MEISSNER, 1856, v. LINSTOW, 1889: „Epidermis“ und „Cutis“; SCHNEIDER, 1866, GRENACHER, 1868: „homogene“ und „Faserlage“; VILLOT, 1881: „Epiderme“ und „Derme“; VEJDOVSKÝ, 1894: „äußere“ und „faserige Cuticula“, ähnlich MONTGOMERY, 1903, CAMERANO, 1888 [1])]. — Nur diese beiden wesentlich verschiedenen Cuticularschichten kann auch ich bei G. aquaticus und G. tolosanus feststellen und bezeichne sie entsprechend dem Vorgange von GRENACHER und VEJDOVSKÝ als äußere (homogene) und innere oder faserige Cuticula. Die verschiedenen äußeren Cuticulargebilde (Stacheln, Härchen, Sinnesborsten etc.) gehören der homogenen Cuticula an.

Die äußere oder homogene Cuticula (Fig. 2, 4 *cut.e.*) ist eine relativ dünne, ungeschichtete, im frischen Zustande helle und farblose Membran. Ihr strukturelles, genetisches und tinktorielles Verhalten unterscheidet sie scharf von der Faserschicht. VEJDOVSKÝ (1894, p. 660 ff.) gibt an, daß sie bei jüngeren Entwickelungsstadien des Wurms allein existiere, jedoch aus mindestens zwei Schichten bestehe und von der Oberfläche feine, unter 40° gekreuzte Fasern zeige. Ob ihm der ganz ursprüngliche Zustand vorgelegen hat, möchte insofern zweifelhaft erscheinen, als bei ausgewachsenen Gordien diese gekreuzten Fasern in der „homogenen“ Cuticula nicht bemerkbar sind; vielleicht waren hier doch schon die frühesten Schichten der faserigen Cuticula in der Bildung begriffen. — Die Beschaffenheit der äußeren Cuticula wechselt einesteils bei den

1) Auf p. 21 derselben Arbeit gibt CAMERANO zwischen dem „strato esterno“ und dem „strato fibrillare“ ein „straterello interrotto di sostanza granulosa“ an; es scheint, daß er hierbei die Körnerreihe (s. u.) der homogenen Cuticula im Auge hat.

verschiedenen Gordiusarten sehr bedeutend; anderenteils weisen auch die Geschlechter in diesem Punkte beträchtliche Verschiedenheiten auf, so daß sich die Darstellung nach diesen Gesichtspunkten gliedern muß.

Gordius aquaticus. Die Dicke der homogenen Cuticula beträgt durchschnittlich ca. 0,6 μ. Die äußere Oberfläche ist völlig glatt und eben (abgesehen von der bei weniger gut konservierten Exemplaren gefundenen Querrunzelung). Am Hinterende des ♂ zeigt die homogene Cuticula eine lokale Verdickung in Form einer halbmondförmigen postkloakalen Falte (Fig. 24 *p.f.*) mit scharfem nach rückwärts gerichteten Rande. Ihre Substanz schwärzt sich wie die der Areolen (s. u.) stark mit Eisenhämatoxylin und erscheint auf Querschnitten von zahlreichen vertikal aufsteigenden, vermutlich auf ihrer Oberfläche ausmündenden Porenkanälen durchsetzt. In der Kloake des ♂, wo die faserige Cuticula sich nach innen sehr rasch abflacht, bildet die homogene Cuticula starke, auswärts gerichtete Dornen, die bei der Ausstülpung als Widerhaken wirken und stumpfe Höcker, welche letztere von Drüsenkanälen durchbohrt sind. Andere Cuticularbildungen finden sich am Hinterende des ♀ auf der inneren Oberfläche der stumpfen Schwanzlappen bis zum Kloakeneingang in Gestalt feiner, radiär um den letzteren als Zentrum gruppierter Härchen.

Gordius tolosanus. Die Dicke der homogenen Cuticula ist ungefähr dieselbe wie bei G. aquaticus. Die freie Oberfläche ist hier in flach gewölbten, in der Aufsicht polygonal abgerundeten Buckeln („Areolen") vorgetrieben. Letztere besitzen etwa die 6—8-fache Höhe der unverdickten Stellen. Streng genommen, stellen sie nicht einfach Verdickungen, sondern Unterlagerungen der homogenen Cuticula dar, welche letztere man an frischen Präparaten als stärker glänzende (Fig. 4 *cut.e.*), bei gefärbten (Fig. 12) als helle durch einen feinen blassen Strich begrenzte Membran über die Substanz der Areolen (*a*) hinwegziehen sieht. Der Ursprung der letzteren ist zweifelhaft; Montgomery (1903), der bei Paragordius varius ähnliche „Areolen" findet, hält sie für „masses of glandular secretion poured out by the hypodermical gland cells, after the homogeneous layer of the outer cuticle has been formed and before the development of the fibrous cuticle". Eine Verbindung der Areolen mit Drüsenzellen ist aber nicht sichergestellt, und ich bezweifle auch, daß Drüsenergüsse eine so regelmäßige Skulpturierung der Oberfläche, wie sie bei G. tolosanus vorliegt, hervorbringen könnten. Vielleicht aber geht

die Bildung dieser Substanz von der zwischen homogener und faseriger Cuticula eingeschalteten Körnerreihe aus; ihre Bedeutung ist wohl in der vermehrten Widerstandsfähigkeit der Cuticula, bei trotzdem gewahrter Beweglichkeit, zu suchen.

Im Oberflächenbilde (Fig. 3a) sieht man die Areolen umringt von einem beim ♀ meist einfachen Kranz punktförmiger Gebilde (*h*), die dunkel inmitten einer hellen, stark lichtbrechenden Substanz erscheinen. Die Deutung derselben ist strittig; Meissner (1856) hielt sie für Fetttropfen oder Reste degenerierter Kerne seiner „Epidermis", Vejdovský (1886) für „Sinnesbörstchen". Daß es sich um winzige Börstchen oder Härchen handelt, ist zu bestätigen, doch scheint mir die Deutung als Sinnesbörstchen nicht haltbar, einmal, weil sie wegen ihrer sehr geringen Größe die Höhe der Areolen nicht überragen, ferner wegen ihrer Beziehungen zu der unterliegenden Körnerreihe (s. u.) und weil hinzutretende Nervenfasern nicht nachzuweisen waren. Beim ♂ sind diese „Interareolarbörstchen" nicht nur zahlreicher, sondern auch beträchtlich größer ausgebildet, aber sonst nicht wesentlich von obigen verschieden (s. Fig. 3b, *i*). Auch finden sich bei ihm in der Umgebung der Kloakenöffnung besondere, nicht sensible Papillen. Es sind schlanke, ca. 20 μ lange und 2,7 μ dicke Auswüchse der homogenen Cuticula (Fig. 6a u. b). Oft sind sie am freien Ende gegabelt; stets erscheinen sie gleichsam als hohle Röhrchen und öffnen sich auch wohl mit einem der Weite des Lumens entsprechenden Porus nach außen. Sie dienen augenscheinlich, wie die halbmondförmige Leiste der anderen Species, als Hilfsorgane bei der Begattung. Obgleich ich es nicht sicher erweisen konnte, vermute ich, daß bei beiden die „Porenkanäle" mit einzelligen Drüsen in Verbindung stehen, deren Sekret den Verband der kopulierenden Individuen befestigt. Mutmaßliche Reste von jenem bemerkt man gelegentlich (Fig. 6b, *s*) zwischen den Papillen.

Beim ♂ beteiligen sich, nach innen zu an Dicke abnehmend, beide Cuticularschichten an der Auskleidung der Kloake; die innere Oberfläche derselben trägt, ähnlich wie bei G. aquaticus, schlanke borstenförmige Fortsätze. In der Kloake des ♀ besteht der Cuticularüberzug des Cylinderepithels nur aus einer sehr dünnen homogenen Schicht, die unvermittelt an die typische Cuticula der Körperoberfläche stößt.

Die innere, faserige Cuticula (Fig. 2, 4 etc. *cut.i.*) zeigt in der Flächenansicht eine durch gekreuzte Faserzüge hervorgerufene fibrilläre Streifung. Auf Querschnitten erscheint sie aus

zahlreichen Schichten konzentrischer „Lamellen“ zusammengesetzt. Letztere lösen sich bei stärkerer Vergrößerung auf in parallele Lagen punktförmiger, einreihig angeordneter Bestandteile, die als Faserquerschnitte gedeutet werden (Villot, 1881; Vejdovský, 1886; Montgomery, 1903 u. a.). Andere als diese gekreuzten, in konzentrischen lamellösen Lagen zusammengeordneten Fasern werden von den meisten neueren Autoren geleugnet. In einer älteren Mitteilung (1877) erwähnt jedoch v. Linstow außer zirkulären noch radiäre Fasern; schon Grenacher (1868, p. 325) erklärte allerdings beide für ein „bloß durch Interferenz der (diagonalen) Fasern bedingtes Phänomen“; ebenso urteilen Villot und Vejdovský (l. c.). Camerano (1889, p. 762) jedoch kommt auf diese radiären, die Faserschichten durchsetzenden Linien zurück: „Forse si tratta di residui di prolungamenti proprii dello strato epidermico; forse, e ciò mi pare più probabile, essi sono residui di tubi escretori delle ghiandole unicellari dello strato epidermico, e quali non funziano più dopo che la cuticula si è notevolmente inspessita.“

Im Flächenbilde (Fig. 1) beobachtete ich bei beiden Species eine Kreuzung der Fasern unter einem Winkel von 120°, der durch die Längsachse des Wurms halbiert wird. Der Faserverlauf ist bei G. tolosanus ein völlig geradliniger; bei G. aquaticus bemerkt man nicht nur bei der abgezogenen, sondern auch bei der in situ befindlichen Cuticula, daß in gewissen, nicht ganz regelmäßigen Abständen die Fasern von ihrer Richtung derart abweichen, daß sie sich auf eine kurze Strecke senkrecht zur Richtung des anderen Systems stellen. Da sich an den Umbiegungsstellen der gegenseitige Abstand der Fasern beider Systeme etwas vergrößert, das Gefüge somit lichter wird, so resultiert als optischer Effekt eine Zerteilung der Faserschicht in nicht ganz gleiche rhombische Felder (Fig. 1 *r*). Beim Zerzupfen der abgezogenen Cuticula zerfällt diese leicht in entsprechende Teilstücke. (Diese Rhombenzeichnung weicht also ihrem Wesen nach von der von Vejdovský [1886, p. 372, Fig. 31 u. 32] bei Gordius sp. beschriebenen ab, bei welcher Rhomben von lichterem Gefüge durch Streifen von dichter gestellten Fasern voneinander getrennt werden.)

Nach Camerano (1897, p. 365) und Montgomery (1903, p. 391) wechseln je zwei aufeinanderfolgende Fasersysteme miteinander in der Richtung ab, eine Tatsache, von der man sich schon durch Zupfpräparate leicht überzeugen kann. Das gleiche lehrt auch ein vertikaler Durchschnitt der Cuticula, der am instruktivsten ausfällt, wenn es gelingt, ihn annähernd parallel dem einen

Fasersystem zu führen (Fig. 2); denn in diesem Falle erscheinen die Fasern der einen Richtung (*l.*) mehr oder weniger genau längs (als homogene Streifen), die der anderen (*q.*) quer (als Punktreihen) getroffen. Schnitte senkrecht zur Längsachse des Wurms geben übereinandergeordnete Reihen ungefähr punktförmiger schräger Faserquerschnitte; beim Drehen der Mikrometerschraube verschieben sich je zwei benachbarte Reihen horizontal nach entgegengesetzten Richtungen. Die Fasern lassen sich sehr gut mit Teerfarbstoffen (Toluidinblau) in diffuser Färbung darstellen. Vorstehende Angaben gelten für G. aquaticus und tolosanus; Differenzen untergeordneter Art finden sich darin, daß bei diesem die Faserquerschnitte allgemein kreisförmig erscheinen, während bei dem ersteren die der äußeren Reihen eine aufrecht stäbchenförmige Gestalt haben.

Vermittelst der Eisenhämatoxylinfärbung gelingt es, innerhalb der gelblich tingierten homogenen Fasersubstanz schwärzbare Körner nachzuweisen, welche, die Kreuzungspunkte der Fasern markierend, sehr regelmäßig in radiären Reihen angeordnet sind (Fig. 2). An Sublimatmaterial von G. tolosanus gelang es mir nach demselben Verfahren diese Körnersysteme so darzustellen, daß sie sich in radiärer und in der Richtung des Faserverlaufs spitz ausgezogen zeigten, gleichsam durch feinste Fibrillen horizontal und vertikal zusammenhängend erschienen (Fig. 5 *ch*).

Camerano (1889) sah wohl, wie oben bemerkt, die radiären Fäden des Netzwerks, blieb aber über die Deutung im unklaren; Montgomery (1903) zeichnet die „Körner" in den längsgetroffenen Fasern, deutete sie aber fälschlich als die Faserquerschnitte („finer fibrils"), während er die letzteren als „not continuous but irregularly disposed layers of fibrils" in merkwürdig gestörter Anordnung abbildet. Die vorstehend von mir geschilderten Befunde lehren, daß die faserige Cuticula aus zwei Komponenten besteht: 1) einem nach drei Richtungen entwickelten Gerüst feinster plasmatischer Fibrillen, deren Schnittpunkte als „Körner"-artige Verdickungen erscheinen; 2) einer „Kittsubstanz", welche in der Richtung der horizontalen Fibrillenzüge, um die sie sich ablagert, zu mächtiger Entwickelung gelangt und auf diese Weise „Faserzüge" bildet. Zwischen den Fasern ist eine „Grundsubstanz" färberisch nicht nachweisbar.

Besondere Beachtung verdient die distale Begrenzungszone der „Faserschicht" gegen die äußere Cuticula. Hier findet sich regelmäßig eine einfache Lage sehr intensiv mit Eisenhämatoxylin

schwärzbarer Körner, deren Nachweis jedoch auch an ungefärbten, mit starker Kalilauge behandelten Schnitten und Flächenpräparaten gelingt. Sie erscheinen in diesem Falle dunkel, inmitten eines Hofes stark lichtbrechender Substanz; von der Oberfläche zeigt diese Zone bei entsprechender Einstellung ein grobgekörntes Aussehen und bei G. tolosanus findet man außerdem, daß sie an den Rändern der Areolen mit den oben erwähnten, alleenartig angeordneten glänzenden Pünktchen (Härchen) zusammenfallen. Gleich behandelte grobe Querschnitte lassen erkennen, daß von jedem Korn, sowohl zentripetal als distalwärts, eine feine fadenförmige Fortsetzung ausgeht (Fig. 4). Die distale vermochte ich mit Eisenhämatoxylin nicht nachzuweisen, da dieses die Areolen intensiv schwärzt, oder, bei weitergehender Differenzierung, auch die Fibrille ungefärbt läßt, so daß im günstigsten Falle ein stumpfer nach außen gerichteter Fortsatz des betreffenden Kornes sichtbar wird. Die Körner schwärzen sich stets intensiv (Fig. 2 u. 5 *b.k.*), und es zeigt sich, daß sie in der Fortsetzung der oben beschriebenen Cuticularfibrillen liegen. MONTGOMERY (1903) hat diese Körner zwar auch dargestellt, hält sie aber für „a sculpturation of the inner surface“ der homogenen Cuticula. In Anbetracht ihrer bemerkenswerten Lagebeziehungen zu den Cuticular- resp. Epidermisfibrillen und den Interareolarbörstchen könnte man in ihnen wohl eine den Basalkörnern, den kinetischen Zentren der Flimmerhaare, verwandte Bildung sehen.

Die Grenze der faserigen Cuticula gegen die Epidermis (vgl. Fig. 5) hin wird gebildet von einer Körnerschicht, deren Elemente ebenso wie die der Basalkörnerschicht, keine so regelmäßig gradlinige Anordnung wie die der übrigen Schichten aufweisen; vermutlich weil sie nicht mehr unter dem richtenden Einfluß der Faserzüge stehen. Diese Körnerreihe hat auch VEJDOVSKÝ (1894) an der jugendlichen Cuticula der parasitischen Stadien beobachtet. Meist gelingt es, die Cuticularfibrillen in das Protoplasma der Epidermiszellen hinein zu verfolgen (Fig. 2 u. 5).

Die voraufgehende Schilderung zeigte uns in der Gordiuscuticula ein Gebilde von ebenso zweckmäßigem als kompliziertem Bau. Um so mehr erscheint es notwendig, diesen letzteren auf bekannte Strukturelemente zurückzuführen und die morphologischen und physiologischen Beziehungen der Cuticula zur Matrixzelle festzustellen. Eine für die Entscheidung dieser Fragen sehr wertvolle Angabe über die ontogenetische Entstehung der Cuticula verdanken wir VEJDOVSKÝ (1894); danach entsteht die Faserschicht

auf Kosten der ursprünglich sehr hohen, später immer mehr sich abflachenden Epidermiszellen durch chemische Veränderung ihres Spongioplasmas. Auf seinen Figuren 27—31 zeichnet dieser Forscher aufs deutlichste eine die Hypodermiszellen nach außen abgrenzende Alveolarschicht (im Sinne Bütschlis), durch deren substantielle Umwandlung die Anlage und das Wachstum der Faserschicht vor sich geht. Diese stellt also keine Abscheidung nach außen, sondern ein intracelluläres Produkt der Zelltätigkeit dar.

Schon früher ist diese Ansicht über die Entstehung zahlreicher Cuticularsubstanzen von Leydig in mehreren Schriften vertreten worden: „Nachdem aber die Zellensubstanz eine morphologische Zusammensetzung aus Spongioplasma und Hyaloplasma hatte erkennen lassen, erhob sich die Frage: geht die Cuticula bloß aus dem Hyaloplasma hervor oder ist auch das Spongioplasma hieran beteiligt? Ueber diesen schwierigen Punkt glaubte ich soviel ermitteln zu können, daß beide Substanzen des Zellleibes in Anspruch genommen werden, also sowohl das protoplasmatische Schwammwerk, als auch die homogene Zwischensubstanz. Der Kopfteil der Matrixzellen kann im ganzen zur Cuticula werden und in diesem Falle wäre zu folgern, daß man besagte Schicht nicht als Abscheidung schlechthin auffassen dürfe, da ja ein Abschnitt des Zellkörpers in ihre Bildung eingegangen ist“ [1]). Auch Tullberg (1888) kam bezüglich des Hummerpanzers und der Molluskenschalen zu dem Schluß, daß sie die umgewandelten peripheren Zellteile der Epidermis repräsentieren. Stellt man sich auf den Standpunkt von Bütschlis Wabenlehre, so liegt es nahe, die oben beschriebenen netzförmigen plasmatischen Strukturen in der faserigen Cuticula von Gordius auf den Wabenbau des Protoplasmas der Matrixzellen zurückzuführen. Biedermann kommt in seiner für das Problem der Cuticularbildung höchst wichtigen Schrift über „geformte Sekrete“ [2]) hinsichtlich der Arthropoden zu dem Resultat, „daß die einzelnen Chitinschichten mit all ihren Eigentümlichkeiten entweder unmittelbar aus dem Protoplasma der Chitinogenzellen sich differenzieren oder daß dasselbe in einer zunächst homogenen Substanz geschieht, die dann aber ihrerseits notwendig als ein noch lebendiges Differenzierungs- oder, wenn man will, Absonderungsprodukt der Bildungszellen anzusehen wäre“.

In jedem Falle steht fest, daß die Struktur der inneren Cuticula der Gordien bedingt ist durch den Bau des Plasmas in den Matrixzellen, mit dem sie im Prinzip übereinstimmt; ja man wird behaupten dürfen, daß auch die fertige, in ihrer speziellen Gestaltung durchaus von der Anpassung an Zugreize bestimmte, Cuticula kein totes „Abscheidungsprodukt“, sondern einen wesentlichen Bestandteil der lebenden Epidermiszelle ausmacht. Eine einfache Ueberlegung

1) Altes und neues über Zellen und Gewebe. Zool. Anz., Bd. XI, 1888, p. 276.

2) Zeitschrift für Allgemeine Physiologie, Bd. II, 1903, p. 478.

zeigt schon, daß die Cuticularsubstanz keine starre Absonderung sein kann, sondern dauernd unter dem Einfluß des aktiven Zellplasmas bleibt, daß dieses also allenthalben die cuticulare Stützsubstanz organisierend durchdringen muß. Versuchen wir uns nur den Vorgang des Wachsens der Gordiuscuticula vorzustellen, so kommen wir keinesfalls ohne die Annahme aus, daß die äußersten, also zuerst gebildeten, Faserlagen sowohl in die Länge als in die Dicke an Masse zuzunehmen im stande sind; denn dadurch, daß sie von der Hypodermis ab an die Pheripherie rücken, bei gleichzeitiger Zunahme des Wurmquerschnittes, scheint ihre Verlängerung geboten; daß diese nicht durch bloße Dehnung erfolgte, ist evident, zumal die äußeren (älteren) Fasern die inneren bei weitem an Dicke übertreffen. Wenn wir also nicht eine Vergrößerung der Ausdehnung unter Abnahme der Dichte, also etwa durch Quellung annehmen wollen, was aber wohl auch normalerweise nur unter vitalen Einflüssen geschehen dürfte, so muß der Transport und die Anlagerung von Mikrosomen auch in den peripheren Schichten beständig fortdauern. Einerseits also auf Grund ihrer dem Wabenbau der Matrixzelle entsprechenden Struktur, andererseits auf Grund ihres physiologischen Verhaltens, darf man es für gerechtfertigt halten, die faserige Cuticula von Gordius als ein intracytäres Differenzierungsprodukt der Epidermis zu bezeichnen; wir schließen uns damit nur einer von zahlreichen Forschern an diesem und anderen Objekten [1]) gewonnenen Auffassung an.

In einem gewissen, von einigen Forschern allerdings nicht scharf formulierten Gegensatz zu dieser Auffassung der Cuticula als einer intracytären Bildung steht jene, welche, mehr oder minder entschieden, die Cuticula als homolog den Cilien-, Stiftchen- und Stäbchensäumen betrachtet. Auch diese Ansicht hat wohl in LEYDIG ihren ersten Vertreter gefunden, wofür folgende Stelle spricht: „Nach dem Vorgefundenen und zu der Annahme neigend, daß die weiten Kanäle und die Porenkanäle zu verwandter Natur sind, als daß sie einen wesentlich verschiedenen Ursprung haben werden, bin ich der Ansicht, daß die Zellen oder Zellbezirke (Protoplasma ohne Membran) in Härchen auswachsen wie die Flimmerzellen. Die sich absetzende Cuticularsubstanz kann nur zwischen den Härchen Platz nehmen und diese umschließen“ [2]). LEYDIG hat demnach wohl beide Formen der Cuticulargenese, extra- und intracytäre, gekannt, ohne meines Wissens ihre Gebiete scharf gegeneinander abzugrenzen. Neuerdings hat HOLMGREN [3]) die Homologie von Flimmer- und Cuticularsäumen zu erweisen gesucht: „Alle vertikal gestreiften Chitinbildungen, einschichtige wie mehrschichtige (wenigstens bei den Insekten) sind morphologisch und phylogenetisch nichts als starre

1) Eine sehr wertvolle Uebersicht über die einschlägigen Beobachtungen gibt die schon erwähnte Schrift von BIEDERMANN. Hier verbietet es sich, auf die umfängliche Literatur spezieller einzugehen.

2) Vom Bau des tierischen Körpers, 1864, p. 36.

3) Ueber die morphologische Bedeutung des Chitins bei den Insekten. Anat. Anz., Bd. XXI, 1902.

chitinisierte und verklebte Flimmerhaare." „Diese Behauptung findet in der Tat ihre beste Stütze in der Tatsache, daß ich bei allen Chitinmatrixzellen, welche ich in dieser Hinsicht untersucht habe, an dem Apicalende der Zelle eine Reihe von Blepharoblasten gefunden habe, mit welchen die Säulchen, welche die Chitinlage bilden, im Zusammenhang stehen."

Wie gerade unser Fall zeigen könnte, schließen sich beide Erklärungsversuche nicht nur nicht aus, sondern müssen sich gegenseitig jeweils ergänzen; denn vermutlich wirken bei großen Abteilungen des Tierreichs beide Modi der Cuticularbildung nebeneinander. Die Beziehungen der härchenartigen Gebilde auf der Hautoberfläche von G. tolosanus je zu einem zugeordneten Basalkorn, das seinerseits im Zusammenhang mit den fibrillären Differenzierungen der Epidermiszelle steht, lehnen sich in bemerkenswerter Weise an die von den Flimmerepithelien her bekannten Befunde an. Man wird, um sich die Entstehung von Cuticularsäumen aus den letzteren glaubhaft zu machen, vielleicht am ehesten an die mehrfach nachgewiesenen dicken und unbeweglichen Basalstücke der Cilien zu denken haben. Unsere Meinung geht folglich dahin, daß in der homogenen Cuticula von Gordius eine Bildung zu erblicken sei, die ihren wesentlichen Bestandteilen nach und als extracytäre Differenzierung einem Ciliensaume für homolog zu erachten ist.

Das Verhalten der Cuticula gegenüber verschiedenen Reagentien lehrt, daß sie aus einem chemisch von Chitin wohl ziemlich differenten Körper besteht. Schon MEISSNER (1856) betont ihre Löslichkeit in KOH; CAMERANO (1889, p. 766) beobachtete die gleiche Wirkung von Salpeter-, Salz- und Schwefelsäure. Nach Behandlung mit Jodjodkalium erzeugt 50-proz. Schwefelsäure keinen Umschlag in Blau oder Violett, sondern die Faserschicht nimmt einen leuchtend hellgelben Ton an, während die homogene Lage blaß bleibt. Diese Befunde stimmen mit dem gut überein, was über die Cuticularsubstanzen der Anneliden und Nematoden bekannt ist[1]). Uebrigens lehrt die morphologische Betrachtung, daß eine chemische Untersuchung so zusammengesetzter Bildungen, wie es vermutlich die meisten Cuticulae sind, als Ganzes nicht wohl so ohne weiteres angeht.

Die homogene Cuticula von Gordius verhält sich gegen die meisten Farbstoffe ablehnend, mit Ausnahme des WEIGERTschen Resorcin-Fuchsins. Die Fasern färben sich intensiv mit verschiedenen Anilinfarbstoffen; mit dem VAN GIESON-Gemisch werden sie lebhaft rot gefärbt.

1) Vgl. REICHARD: Ueber Cuticular- und Gerüstsubstanzen bei wirbellosen Tieren. Diss. Heidelberg 1903.

Nervensystem.

Das Nervensystem der Gordiiden steht in seiner ganzen Ausdehnung in der innigsten Beziehung zur Epidermis; seine peripheren Teile — Sinneszellen, sensible und motorische Nerven — liegen intra- bezw. basiepithelial. Als Zentralorgane sind zu beschreiben das Cerebralganglion und das Bauchmark; beide Teile bewahren treuestens den Zusammenhang mit dem genannten Mutterboden durch Vermittelung eines ektodermalen Stützgewebes, dessen Herkunft von epithelialen Deckzellen uns noch der erwachsene Gordius in überzeugender Weise vor Augen führt.

A. Zentralnervensystem. — Das Bauchmark („Bauchstrang", Meissner, 1856) durchzieht die ganze Länge des Wurms in der ventralen Mittellinie, in Form eines ungegliederten Stranges von ovalem bis herzförmigen Querschnitt (Fig. 23, 27, 30 *b.m.*). Obgleich der Bauchstrang in seinen gröberen morphologischen Verhältnissen schon älteren Forschern (Berthold, Dujardin, v. Siebold, Meissner u. a.) mehr oder weniger gut bekannt war, wurde seine nervöse Natur doch erst spät mit Sicherheit festgestellt. Selbst Leydig erklärte noch 1861 die Gordiiden nebst den übrigen „Nematoden" für nervenlose Tiere. Aber schon Meissner (1856, p. 76) beschrieb den Uebergang des Bauchstranges in die Epidermis am Vorder- und Hinterende; Grenacher (1868, p. 328) wies den kontinuierlichen Zusammenhang des Bauchstranges mit der Epidermis vermittelst der später (1886, Vejdovský) so genannten Neurallamelle nach, beobachtete die Spaltung des Stranges vor der Kloake und betonte die Homologie der ganzen Bildung mit der ventralen Medianlinie der Nematoden. Wir übergehen hier die bei Vejdovský (1886) zitierten älteren irrtümlichen Deutungen des Organs (A. Schneider u. a.). Villots Untersuchungen (1874, 1881) stellten die nervöse Natur des Bauchstranges unzweifelhaft fest; er beschrieb eine vordere Verdickung des Bauchstranges als „ganglion céphalique". Genauere histologische Angaben über die Differenzierungen des vorderen Bauchstrangendes („Peripharyngealganglion") verdanken wir Vejdovský (1886). Im Auftreten querer Kommissuren zwischen lateral gelegenen Ganglienzellen des Bauchstranges glaubte Vejdovský (1888, p. 195) eine regelmäßig segmentale Ordnung zu erkennen; er beobachtete wohl zuerst das Durchtreten von Ganglienzellfortsätzen durch die Neurallamelle; endlich wies derselbe Forscher (1894, p. 677 ff.) nach, daß die

Anlage des Bauchstranges in der Epidermis unabhängig von der des larvalen Nervensystems erfolgt.

Montgomery (1903), dessen Untersuchung wir zum Teil ziemlich wertvolle Aufschlüsse über die Struktur des Nervensystems von Paragordius verdanken, tut eines Stützgewebes in demselben mit keinem Worte Erwähnung. Jedoch bin ich überzeugt, daß der größte Teil derjenigen Elemente, die er als „chromophile“ Nervenzellen und Nervenfasern beschreibt, mit dem Gewebe identisch ist, das ich nach seiner Struktur, seiner Anordnung in den nervösen Organen, seinen Beziehungen zu den mehr oder minder modifizierten Stützzellen der Epidermis und endlich wegen seiner fast vollkommenen Uebereinstimmung mit dem ektodermalen Stützgewebe im Bauchmark der Anneliden (vgl. Teil II) als echtes Gliagewebe in Anspruch nehmen zu dürfen glaube. Auf den weiteren Inhalt der umfangreichen Arbeit Montgomerys werde ich jeweils bei der Mitteilung meiner eigenen Befunde noch zurückzukommen haben.

Auch meine hier mitgeteilten Beobachtungen vermögen nicht, den feinsten Bau des Nervensystems von Gordius restlos klarzulegen; ich behalte mir darum vor, diese Verhältnisse bei günstigerer Gelegenheit mit vollkommeneren Methoden nachzuprüfen und zu vervollständigen. Einige Versuche, die nervösen Strukturen durch spezifische Färbungen nach der vitalen Methylenblau- und der Hämateïnkupfermethode nach Viallanes darzustellen, blieben ohne Erfolg. Die Tatsachen, die ich den Beschreibungen der früheren Autoren hinzuzufügen habe, und deren Kenntnis vorwiegend durch das Studium von Eisenhämatoxylinpräparaten gewonnen wurde, betreffen, von Einzelheiten abgesehen, hauptsächlich den Bau des Gehirns, die Struktur des Gliagewebes und das Verhältnis des Nervensystems zur Epidermis, wie es uns besonders die Befunde am Vorder- und Hinterende enthüllen; endlich den Nachweis verschiedener Arten von Sinneszellen.

Das Bauchmark besitzt in seiner ganzen Ausdehnung etwa den gleichen Durchmesser; nur am Vorderende, dicht hinter dem Nervenring, wo die Längsmuskulatur noch äußerst spärlich ist, erfährt es eine gewisse Verschmälerung, während andererseits das Hinterende, welches das Innervationszentrum für die ansehnliche Muskulatur des Begattungsapparates enthält, ganglienartig verdickt ist; es findet sich damit die bekannte Tatsache der Korrelation zwischen der Masse der nervösen und der zu innervierenden Substanz bestätigt. Die nervösen Komponenten des Bauchstranges, Ganglienzellen und „Punktsubstanz“, sind meist so angeordnet, daß erstere die medioventrale und laterale Region einnehmen,

während diese in drei Hauptfeldern auf den dorsalen und zentralen Teil beschränkt bleibt. Die gegen die Neurallamelle sich zuspitzende Basis enthält die Zellkörper der Gliaelemente, deren faserförmige Fortsätze die nervöse Substanz reich um- und durchflechten; meist differenzieren sich zwei schräg aufsteigende, die drei Stränge der Punktsubstanz scheidende Gliasepten (Fig. 23 *gl.s.*). Von den drei Hauptnervensträngen des Bauchmarks ist der mittlere am reichsten an longitudinalen Gliafasern.

Die Ganglienzellen sind, wie MONTGOMERY[1]) (1903) es bereits für Paragordius beschrieben hat, in zwei auffallend voneinander unterschiedenen Größen vorhanden (Fig. 22 *n.z.*, *n.z'.*) Die kleineren und bei weitem zahlreicheren finden sich sowohl in den lateralen Gruppen, als in der medialen; auch die Zellen des Cerebralganglions stimmen mit ihnen der Größe nach überein. Sie haben zwischen 4 und 6 μ im Durchmesser, ihr chromatinarmer, aber mit einem großen Nucleolus ausgestatteter Kern ca. 1,5—2 μ. Die Zellen erscheinen meist birnförmig und gehören dem uni- bezw. bipolaren Typus an; doch ließ sich die Zahl ihrer Fortsätze nicht immer mit Sicherheit bestimmen. Ihr verjüngtes Ende ist meist den Fasersträngen zugekehrt und ihre Axone scheinen, soweit sie in die letzteren eintreten, dem Verlauf der schrägen Gliastränge (Fig. 23 *gl.s.*) zu folgen. Die großen Ganglienzellen erreichen ca. 10—14 μ im Durchmesser, ihr Kern ca. 5 μ. Sie finden sich in kurzen, unregelmäßigen Abständen stets nur in der medialen Zellgruppe des Bauchmarkes, entweder einzeln oder zu zweien nahe beieinander. Nach MONTGOMERY (1903) sind sie bipolar.

Die Nervenfasern bilden den wesentlichsten Bestandteil der Punktsubstanz. Ihre Hauptverlaufsrichtung entspricht der Längsachse. Der Bauchstrangquerschnitt zeigt meist scharf gesondert drei Längsfaserbündel (Fig. 23), deren Selbständigkeit nur gegen das vordere und hintere Bauchstrangende hin etwas undeut-

---

1) Es sind hier nur die „chromophobic nerve cells" dieses Autors berücksichtigt. Seine „chromophilic nerve cells", deren Homologie mit den Gliazellen anderer Evertebraten er ausdrücklich bestreitet und für welche er irrtümlich eine Verbindung mit den sensorischen Elementen der Epidermis annimmt (l. c. p. 406: „they must be ascribed a sensory function in addition to one of mere support"), halte ich nach Bau, Lage und färberischen Eigenschaften für echtes ektodermales Stützgewebe und werde sie erst als solches (p. 18) berücksichtigen.

lich wird. In kurzen Abständen finden sich quer zur Längsrichtung verlaufende Faserstränge, die VEJDOVSKÝ entdeckte und als Andeutung eines metameren Baues auffaßte (Fig. 20 *q.f.*). Den Verlauf individueller Neurone zu verfolgen war ohne spezifische Färbung natürlich nicht möglich. Ich glaube aber, daß man durch die Berücksichtigung der Gliaverteilung ein nicht eben falsches Bild des nervösen Faserlaufs gewinnt; denn überall wo dies durch die angewandte Doppelfärbung kontrollierbar war, fand sich, daß Nervenfasern von gleichlaufenden Gliafasern begleitet wurden; über deren Anordnung orientieren die Figuren 20—23 (Taf. II) und die diesen beigegebenen Erklärungen.

Ein Teil der Fasern verläßt den Bauchstrang durch die sogen. Neurallamelle, die aus Nerven- und Gliafasern besteht, und vermittelst welcher das Bauchmark seinen Zusammenhang mit der Hypodermis bewahrt. Sie ist um so höher und schmaler, je mächtiger die Muskulatur in der betreffenden Körperregion entwickelt ist; ihre Bedeutung erklärt sich daher am besten aus den Stellen, wo, wie am Vorderende, nicht nur Fasern, sondern auch Nervenzellen in die hier ziemlich breite Verbindungsleiste verlagert sind. Wahrscheinlich verlassen die Axone der Ganglienzellen den Bauchstrang nicht sämtlich sofort, sondern folgen wenigstens zum Teil mehr oder minder weit der Längsfaserrichtung, ehe sie in die Neurallamelle eintreten. In dieser sind, je nach ihrer Breite die Fasern ein- oder mehrreihig angeordnet (Fig. 21, 23).

Die Glia tritt auf Eisenhämatoxylinpräparaten durch die Schwärzung ihrer fibrillären Bestandteile klar hervor. Ihre Existenz wurde von VEJDOVSKÝ (1894) zuerst behauptet, nachdem schon ROHDE (1892) die „Neurallamelle“ mit dem „Subcuticularfasergewebe“ der Chaetopoden verglichen, das Vorhandensein eigentlich nervöser Elemente in ihr aber in Abrede gestellt hatte. VEJDOVSKÝ bezeichnet die äußere Bauchstrangumhüllung, das Neurilemm, und die „bindegewebigen Züge“, welche die Punktsubstanz in drei Felder scheiden, als Produkt der Glia. MONTGOMERY (1903) hat zwar die Gliaelemente im Bauchmark zum Teil gesehen, sie jedoch durchweg als chromophile Nervenfasern beschrieben und ihnen infolgedessen auch Beziehungen zugeschrieben, die ich für die schwärzlichen Fasern der von mir untersuchten Arten nicht bestätigen kann. K. C. SCHNEIDER[1]) endlich bildet einen Querschnitt des Gordius-Bauchmarkes ab, dessen ventralen Teil eine

1) Lehrbuch der vergleichenden Histologie, Jena 1902, p. 55/56.

einzige reich verästelte Gliazelle einnimmt, die mit einem Fortsatz die Epitheloberfläche erreichen soll.

Die Kerne der Gliazellen liegen zumeist im basalen Teil des Bauchstranges; sie werden bei Eisenhämatoxylinfärbung leicht durch die Masse der geschwärzten Fibrillen verdeckt, sind aber durch ihre ansehnliche Größe und ihren Chromatinreichtum von denen der Ganglienzellen leicht zu unterscheiden (Fig. 23 *gl.z.*). Ich fand an der bezeichneten Stelle meist mehrere gleichartige Kerne auf dem Querschnitt, glaube demnach, daß hier nicht nur eine einzige Zellreihe vorhanden ist. Das Protoplasma des zugehörigen Zellkörpers ist in ein reich verzweigtes Maschenwerk aufgelöst, das sich allenthalben zwischen den Ganglienzellen ausbreitet (Fig. 22); ist dies plasmatische Reticulum zwischen den Zellen leicht zu bemerken, so gelingt dies schwerer in der Punktsubstanz; doch auch hier ist es wahrscheinlich zwischen den Fasern reich entwickelt. Dieses plasmatische „Gliareticulum“, wie ich es nennen möchte, bildet also das Substrat, in das die nervösen Elemente eingebettet sind.

In dem plasmatischen Gliagerüst bilden sich in den Richtungen stärkerer funktioneller Beanspruchung Fibrillen und Fibrillenbündel (Fasern) aus, welche die Glia als Stützgewebe vornehmlich charakterisieren. Die Ausbildung der Gliafasern ist durch den Verlauf der Nervenfasern bestimmt; meist fallen beide der Richtung nach zusammen (z. B. in den Längsbündeln, den Querkommissuren etc.). In der Neurallamelle dagegen sind die Fasern senkrecht zu den vertikal herabsteigenden Achsencylindern ausgebildet (Fig. 20 und 21 *gl.f.*); stets aber sind sie eng dem Verlauf der Achsencylinder angeschlossen. Durch zwei von der Basis schräg aufsteigende stärkere Faserzüge (Fig. 23 *gl.s.*) wird die „Punktsubstanz“ in drei Bündel geteilt. Auch die äußere Begrenzung des Bauchstranges wird von einem dichten Gliageflecht gebildet. Um die großen Ganglienzellen, welche der Schlundfasermasse bei G. aquaticus aufliegen (s. u.), bilden Gliafasern ein körbchenartiges Flechtwerk.

Die Gliafasern der Neurallamelle setzen sich nicht direkt bis zur Epidermisoberfläche fort. Querschnitte zeigen, daß sie in tangentialer Richtung dem basiepithelialen Verlauf der Nervenfasern folgen. Insbesondere weist die verbreiterte Basis der Neurallamelle sehr kräftige quergestellte Stützfasern auf (Fig. 23 *gl.f'.*).

Das sogen. Kloakalganglion des Männchens. Am Hinterende des ♂ erfährt der Bauchstrang eine beträchtliche Ver-

dickung (Fig. 25a, *cl.g.*), die, unmittelbar vor der Kloake liegend, ventral zwei dünne Stränge aussendet, welche jederseits an der Kloake vorbeiziehen (Fig. 25a u. b, *bm.*) und sich, immer mehr abflachend, bis an das Ende der Schwanzgabeläste erstrecken. Die bezeichnete Verdickung verdient den Namen eines Ganglions um so weniger, als ja diesem Begriffe hier sein notwendiges Gegenstück, die Konnektive, vollständig fehlt; versteht man darunter aber nichts als eine Anhäufung von Ganglienzellen, so müßte man mit VEJDOVSKÝ dem ganzen zelligen Bauchstrang einschließlich dieser Verdickung den Wert eines einzigen Ganglions zuerkennen. Am besten aber wird man, meines Erachtens den Verhältnissen gerecht, wenn man in dem Bauchstrang von Gordius potentiell die Gesamtheit der Bauchganglien der Anneliden sieht; da aber der Begriff des Ganglions erst eine wirkliche Bedeutung erlangt, sobald eine mehr oder minder ausgesprochene Neuromerie vorliegt, so wird man es lieber vermeiden, denselben auf den unsegmentierten Bauchstrang von Gordius überhaupt anzuwenden. Die Kaudalverdickung desselben erweist sich nach dem Querschnittsbilde als lediglich durch eine Vermehrung der Bestandteile des Bauchstranges gebildet, die darin durchaus die gleiche Anordnung wie in diesem bewahren.

Wichtiger sind die Veränderungen, welche die von dieser Kaudalverdickung ventral ausgehenden Gabeläste aufweisen. Von einer „Neurallamelle“ ist hier kaum noch zu reden, sondern es besteht eine breite Verbindung zwischen dem Nervenaste und der Hypodermis. Jener enthält außer Fasern auch zahlreiche Ganglienzellen, die jedoch, je mehr man sich dem Schwanzende nähert, desto tiefer in das Gliageflecht des Verbindungsstückes und zuletzt in das Niveau der Hypodermis selbst verlagert werden. Die zelligen Elemente des Nervensystems zeigen demnach hier eine durchaus primitive Lagerung, in Form eines intraepithelialen Plexus; (durch diesen wird der zellige, im Bauchmark verlötet zu denkende nervöse Ring, der Mund- und Afteröffnung, sowie den beide verbindenden hypothetischen Blastoporusschlitz umgibt, geschlossen).

Dasselbe Gebiet ist bemerkenswert, weil sich hier die Umbildung der epithelialen Stützzellen zu typischen Gliazellen verfolgen läßt. Dieser Prozeß beginnt damit, daß durch die reichliche Einlagerung von Nerven- und Sinneszellen zwischen den basalen Teil der Epithelzellen dieser letztere eine unregelmäßig zerklüftete Gestalt erhält; wofern sie noch mit ihrer Oberfläche im Niveau der Epidermis liegen, zeigt sich auf einem weiteren Sta-

dium ihre Basis in verästelte fibrilläre Fortsätze aufgelöst; sobald aber der Nervenstrang weiter vom Epithel abgedrängt wird, vollzieht sich die Umwandlung der Stützzellen zu typischen multipolaren Gliazellen, deren Fortsätze in ein kompliziertes fibrilläres Netzwerk aufgelöst erscheinen. Bei diesen lassen sich, wie es in der Natur der Sache liegt, die Zellregionen nicht mehr abgrenzen.

Die Veränderungen des Bauchstranges am Hinterende des Weibchens sind, da die Kloakenöffnung fast terminal liegt, nur unbedeutende; eine Kaudalanschwellung ist nur schwach ausgeprägt. Nichtsdestoweniger findet auch bei G. tolosanus ♀ eine Spaltung des Bauchstranges vor der Kloake statt, unter ganz ähnlichen Erscheinungen wie beim ♂.

Das Cerebralganglion. Wie aus der gegebenen Literaturübersicht (S. 14) bereits hervorging, ist ein eigentliches Cerebralganglion bei Gordius bisher nicht gefunden worden. Denn das von Vejdovský (1886) beschriebene „Peripharyngealganglion" besteht fast lediglich aus Nervenfasern. Auch in seiner letzten Abhandlung (1894, p. 682) betont dieser Forscher das Fehlen einer Ganglienzellenschicht dorsal vom Oesophagus und kommt zu dem Schluß: „. . . es gibt kein morphologisch definierbares Gehirnganglion, keine Schlundkommissuren, welche das erstere mit dem Bauchstrange verbinden würde." Villot bildete 1881 (l. c. Fig. 3—7) eine vordere Bauchstranganschwellung bei G. aquaticus ab, die fast ganz aus Ganglienzellen bestehen sollte. Derselbe Autor bemerkt 1887 (l. c. p. 196): „La partie dorsale de l'anneau nerveux des larves et des jeunes adultes, que Vejdovský prend pour une commissure, est constituée, comme la partie ventrale, par des cellules ganglionnaires, ainsi que je l'ai figuré en 1881." Diese Zeichnungen sind jedoch so schematisch und ungenau, daß sich ihnen wenig zur Bekräftigung der Ansichten des Autors entnehmen läßt; Villot hat aber das Verdienst, auf die engen Beziehungen des „ganglion céphalique" zur Hypodermis richtig hingewiesen zu haben. Diesem Punkte zwar widersprechend, scheint im übrigen doch Camerano (1888) der Erkenntnis des vorliegenden Gegenstandes am nächsten gekommen zu sein. Er findet die den Oesophagus umgebenden Nervenfaserstränge in Verbindung mit zwei in der dorsalen Mittellinie verschmolzenen „Ganglienmassen". Auch v. Linstow (1889) nimmt eine Teilung der cerebralen Nervenmasse in zwei seitliche Hälften an, über deren Bestandteile aber aus seiner Abbildung nichts zu entnehmen ist (op. cit. Taf. XIV, Fig. 2). Gerade von dieser symmetrischen Teilung habe ich in meinen

Präparaten nie etwas bemerken können. Die von MONTGOMERY (1903) für Paragordius varius beschriebenen Tatsachen sind nicht ohne weiteres mit unseren Befunden vergleichbar, da dort die Anordnung der nervösen Elemente des Kopfabschnittes durch die Ausbildung eines lichtempfindenden Organs weitgehend modifiziert ist und die homologen Teile infolgedessen nicht leicht zu bestimmen sind. Sicher im Rechte aber ist MONTGOMERY, wenn er das von ihm „cephalic ganglion" genannte Gebilde nur für ein „anterior enlargement" (p. 408) des Bauchstranges, keineswegs aber für ein Cerebralganglion gelten läßt.

Gordius aquaticus ist, wie mir scheint, ein günstiges Objekt, um sich von der Existenz eines Cerebralganglions bei den Gordiiden, das im Prinzip dem der Anneliden sehr wohl vergleichbar ist, zu überzeugen. Am leichtesten orientiert man sich vermittelst eines medianen Sagittalschnittes (Fig. 18). Dieser zeigt schon ziemlich deutlich, in welchem Maße die Epidermis einerseits, der Bauchnervenstrang andererseits an der Bildung des Gordiusgehirns beteiligt sind: wir sehen, daß der Bauchstrang am vorderen Ende zwar in eine „Anschwellung" übergeht, daß jedoch die letztere keineswegs durch eine Vermehrung seiner zelligen Bestandteile bewirkt wird, sondern lediglich aus der Auffaserung und Verflechtung seiner Faserstränge mit den aus dem eigentlichen, sogleich zu besprechenden, Ganglion herkommenden Axonen hervorgeht. Dieses erkennen wir in einer Anhäufung von Ganglienzellen, die, dorsal über der von dem Fasergeflecht gebildeten Anschwellung liegend, von demselben durch ein dichtes Gliageflecht geschieden, auf der anderen Seite unmittelbar von den stützenden und sensiblen Elementen der Epidermis berührt wird. Im Sagittalschnitt nimmt sich diese Zellgruppe (*n.z.*) ziemlich unscheinbar aus gegenüber der mächtigen zentralen Fasermasse (*z.f.*). Betrachten wir aber einen Querschnitt, der etwa in der Höhe des Pfeiles in der Fig. 18 durch die Kopfkalotte gelegt ist, so erkennen wir, daß es sich um einen vielschichtigen Ring von Ganglienzellen handelt, der in subepithelialer Lage die vordere Bauchstrangauffaserung umgibt (Fig. 19 *n.z.*). Man findet die Zellen durch schräg nach vorn und außen verlaufende Gliasepten (*gl.f.*) in radiäre Fächer eingeteilt; nur auf der Ventralseite ist der Ring durch eine dichtere Gliascheidewand (*s*) unterbrochen, welche sich direkt in die sogen. Neurallamelle des Bauchstranges fortgesetzt.

Außer diesem subepithelialen Zellenring beteiligen sich noch einige andere zellige Bestandteile am Aufbau des Gehirnganglions,

deren Herkunft weniger offenkundig ist. Das gilt zunächst von den vier großen Ganglienzellen, die sich regelmäßig der Hinterfläche der zentralen Fasermasse angelagert finden (Fig. 18 *n.z'.*); ob diese dem Bauchstrang oder dem Cerebralganglion im engeren Sinne zuzurechnen sind, muß noch unentschieden bleiben. Dagegen gibt sich die Zugehörigkeit zu dem ersteren für die ventral in die Fasermasse vorgeschobene Zellgruppe (Fig. 18, 19 *z.z.*) leichter zu erkennen; sie bilden eine direkte Fortsetzung der medioventralen Zellreihe im Bauchstrang.

Ganz entsprechende Verhältnisse begegnen uns auch bei G. tolosanus, nur ist das subepitheliale Ganglion (Fig. 15, 16 *n.z.*) hier weniger mächtig entwickelt, ein Umstand, der vielleicht darauf zurückzuführen ist, daß bei dieser Form der Kopfabschnitt keine lichtperzipierende Funktion hat (?), demnach auch funktionell eine geringere Rolle spielt; denn in der Erhaltung des Schlundes kann wohl eher eine Folge, als die Ursache der weniger ansehnlichen Ausbildung des Gehirnganglions gesucht werden.

Wir haben also hier ein nervöses Organ vor uns, das uns gewissermaßen ein Cerebralganglion „in statu nascendi" vor Augen führt, insofern als es sich uns in primitivster Form, in engster Beziehung zu den physiologischen Ursachen seiner Entstehung darstellt: in unmittelbarer Verbindung mit den sensiblen Organen des Kopfabschnittes, offenbart es aufs schönste seine ursprüngliche Bestimmung als Schaltapparat zwischen den sensiblen (Sinneszellen) und motorischen Elementen des Nerv-Muskelsystems.

Eine eigentliche Schlundkommissur zwischen Gehirn und Bauchmark fehlt bei Gordius aus dem einfachen Grunde, daß der Zellenring des Gehirns an der Stelle, wo er sich ventral zusammenschließt, sich in den Zellenstrang des Bauchmarkes direkt fortsetzt. Die Abgrenzung beider Teile des Zentralnervensystems ist deshalb eine unvollkommene.

Periphere Nerven. Entsprechend dem engen Anschluß an die Epidermis, die das Nervensystem von Gordius auch in seinen Zentralorganen bewahrt, finden wir das periphere Nervensystem strengstens an das Epithel, resp. die Derivate desselben, die Gliafaserung, gebunden; nirgends durchsetzen Nervenfasern frei die mesodermalen Gewebsschichten. Der Nachweis der intraepithelial verlaufenden Nerven ist ohne Anwendung spezifischer Färbemethoden sehr schwierig, und es ist wenig, was ich darüber ermitteln konnte.

Daß die Achsencylinder der Ganglienzellen den Bauchstrang nur auf dem Wege der Neurallamelle verlassen, ist schon von zahlreichen Forschern erkannt worden und wurde oben bestätigt (vgl. Fig. 20). Villot gab wohl zuerst (1881, Fig. 9) eine allerdings stark schematisierte und nicht ganz richtige Abbildung hiervon; desgleichen ist eine Zeichnung (Fig. 11) von den Zellen des peripheren Plexus und ihren Verbindungen mit den Sinnesorganen und den Muskeln übertrieben schematisch, wo nicht konstruiert.

Am distalen (äußeren) Ende der Neurallamelle angekommen, stehen den Nervenfasern zweierlei Wege offen: die einen biegen in der gleichen Transversalebene seitwärts nach rechts oder links aus (Fig. 23 *n.f.*), verlaufen basal zwischen den Epidermiszellen über eine mehr oder weniger große Strecke der gleichseitigen Wurmhälfte und erreichen so direkt ihre zugehörigen Endstätten (Muskeln). In ihrer Begleitung bemerkt man feine Gliafasern, die ihren Verlauf andeuten, ohne daß man denselben allerdings bei dem Mangel färberischer Differenzierung genau bis zur Endigung feststellen könnte. Der andere Teil lenkt, ebenfalls in Gemeinschaft reichlicher Gliafasern, in die longitudinale Richtung ein (Fig. 20, 23 *h.n.*), verläuft so ebenfalls in basiepithelialer Lage eine unbestimmte Strecke weit, bis er vermutlich sich auch seinerseits dem Verlaufe der vorigen Gruppe anschließt. Diese Fasern, die wohl nirgends vermißt werden, bilden in ihrer Gesamtheit den hypodermalen Längsnerven („Neurochord"), wie ihn Vejdovský (1894) und Montgomery (1903) beschrieben.

Den Verlauf der lateralen, intraepithelialen Nervenfasern konnte ich auch gelegentlich an günstigen Flächenschnitten (Fig. 17 *n.f.*) deutlich wahrnehmen; sie markieren sich dann als helle, bei Nachfärbung mit Bordeaux als leuchtend rote Linien in einer dunkleren körnigen Masse, dem Protoplasma der Epidermiszellen, deren Fibrillen als punktförmige Querschnitte erscheinen. Ich glaube, daß es so zum erstenmal, wenn auch nur in primitiver Weise, gelungen ist, diese Seitennerven von Gordius zur Anschauung zu bringen; denn auch Vejdovský (1894, p. 681) bemerkt: „Seitliche Nervenäste aus dem Neurochord gelang es mir nicht zu finden." Von Rohde (1892) wurden solche in Abrede gestellt. Intraepitheliale Nervenzellen habe ich, außer am kaudalen Ende, nie beobachten können.

Sinnesorgane. Die Gordiiden sind mit reizperzipierenden Organen reicher versehen, als man angesichts ihres halb parasitisch, halb im schlammigen Grunde der Gewässer scheinbar höchst anspruchslos sich abspielenden Lebens von vornherein ver-

muten möchte. Bedenkt man jedoch, daß schon bei der Reise ins Wasser der Wurm sich schwerlich ganz passiv verhalten wird, daß er ferner darauf angewiesen ist, Individuen des anderen Geschlechts, die der Zufall etwa in die Nähe geführt haben könnte, aufzuspüren, so erscheint der Besitz von Organen, die dem Wurm eine gewisse Kenntnis der Außenwelt vermitteln, wohl gerechtfertigt. Ich habe nie Gelegenheit gehabt, einen Gordius beim Verlassen seines Wirtes und die begleitenden Umstände zu beobachten. Meine gelegentlichen Funde lebender Gordien (meist nur vereinzelte Exemplare, in einem Falle aber mehr als 20 Stück) machte ich meist in Bächen oder kleinen stehenden Wasserbecken, die unmittelbar am Fuße eines ziemlich steilen Bergabhanges lagen; Käferleichen konnte ich in der Nähe nicht auffinden. Ich vermute nun, daß die Gordien bei starken Regengüssen ihr Wirtstier irgendwo mehr oder weniger hoch an dem betreffenden Abhang verlassen haben und von dem hier mit besonders starkem Gefälle abfließenden Regenwasser mitgespült worden sind[1]). Nun ist aber begreiflich, daß ein langer, fadendünner Wurm leicht im Laufe durch kleine Unebenheiten aufgehalten werden kann, wofern er nicht die Wirkung der Strömung durch passende Bewegungen unterstützt. In der Tat findet man im Wasser die Gordien stets in einförmig schlängelnder Bewegung. Zur Auslösung dieser zweckmäßigen motorischen Reaktionen wird die Perzeption taktiler Reize erforderlich sein. In der Tat finden wir auch über den ganzen Körper bei beiden Geschlechtern Sinnesorgane verstreut, die wir kaum anders denn als primitive Tastapparate (I) deuten können. Ihrer wird zuerst von Villot (1874) gedacht. Aehnliche, aber kräftiger ausgebildete Organe (II) finden sich in der Umgebung der männlichen Kloakenöffnung. Dienten die des I. Typus mehr zur Erzeugung der normalen Schlängelbewegungen, so vermitteln diese die besonderen beim Begattungsakte notwendigen koordinierten Muskelaktionen. Drittens finden sich bei beiden untersuchten Arten besondere Organe, die nur dem ♂ eigen sind und deren Bau sie am ehesten als Organe eines chemischen Sinnes (III) möchte deuten lassen. Sie dienen vermutlich zum Auffinden des ♀. Sehr reich mit Sinneszellen ver-

1) Diese Annahme kollidiert allerdings mit gewissen Beobachtungen v. Linstows (1889, p. 249), der, ohne daß heftige Regenfälle vorangegangen wären, mit Gordien behaftete Käfer an und in einem Bache teils tot, teils sterbend fand, von denen es unklar bleibt, wie sie an diesen Ort gelangt sind.

sorgt ist endlich die sogenannte Kopfkalotte (IV) unserer Würmer bei beiden Geschlechtern.

Von den freilebenden Gordien werden fast ständig, auch während der übrige Körper in Ruhe ist, mit dem Vorderende pendelnde, „orientierende“ Bewegungen ausgeführt. Ob dieselben tatsächlich der Reizperzeption dienen, ist mir nicht ganz klar geworden. Vor längerer Zeit schon ist (von VILLOT, 1881, p. 31) die Vermutung ausgesprochen worden, daß die Beschaffenheit der Cuticula am Kopfende unserer Würmer (über der unten zu beschreibenden Sinneszellenschicht) zur Lichtempfindlichkeit derselben in besonderer Beziehung stände. Dieselbe ist nämlich bei G. aquaticus auf der stumpf gerundeten Vorderseite verdünnt und hell weiß; diese Stelle ist umgeben von einer besonders dunkel, fast schwarz gefärbten Zone. Bestärkt wird die Wahrscheinlichkeit dieser Ansicht durch die Befunde MONTGOMERYS (1903, p. 428 ff.), der die Kopfkappe bei Paragordius varius von einem Organ ausgefüllt findet, das nach seiner Darstellung einem ziemlich hochorganisierten „Auge“ entspricht; wahrscheinlich aber besteht zwischen diesem und dem „Gehirn“ unserer Species eine vollkommene Homologie, indem nämlich wohl die „Retinazellen“ bei Paragordius dem cerebralen Zellenring bei Gordius verglichen werden können.

Ich habe festzustellen versucht, ob die Gordien auf einseitig aus einer bestimmten Richtung einfallendes Licht durch eine entsprechende Einstellung ihrer Körperlängsachse reagieren. Der Versuch, in einer ziemlich kleinen Glasschale angestellt, führte zu keinem sicheren Ergebnis; es schien mir allerdings, als ob stets der größere Teil der Würmer mit ihrem Vorderende der Lichteinfallsöffnung zugekehrt wäre. Auffallend war mir aber besonders, daß die Belichtung an sich erregend auf die Tiere wirkt. Hält man sie nämlich einige Zeit im Dunkeln, so findet man sie fast bewegungslos daliegen. Sobald man jedoch dem Lichte wieder Zutritt gewährt, beginnen sie sich zu rühren, und schon nach einer Minute sieht man sie sämtlich in der typischen rastlos schlängelnden Bewegung. Das Eintreten dieser Reaktion konnte ich auch an einem Individuum konstatieren, dem ich das Kopfende abgeschnitten hatte[1]) und das mehrere Tage, ohne an Lebhaftigkeit einzubüßen,

1) Dieser Umstand beweist natürlich nichts gegen die Inanspruchnahme der Kopfkalotte als spezifisches lichtempfindendes Organ. Auch LOEB (s. Einleitung in die vergl. Gehirnphysiologie etc., 1899) fand an Planarien, die er der Augen und des Ganglions beraubt hatte, diese allgemeine Lichterregbarkeit erhalten.

am Leben blieb. — Alle Sinneswerkzeuge von Gordius sind von sehr einfachem Bau, meist solitäre Sinneszellen. Diese können stellenweise sehr dichte Gruppen bilden, ohne daß es aber zur Bildung wirklicher „Organe“ käme (außer beim Paragordiusauge?). Der Bau der Sinneszellen und ihrer perzeptorischen Apparate ist wenig genau bekannt. Auch die nachfolgenden Mitteilungen werden diese Lücke nicht endgültig ausfüllen; diejenigen Strukturen, die uns hier, wie auch beim Zentralnervensystem noch unbekannt blieben, werden erst einer weiteren Untersuchung mit speziellen neurohistologischen Methoden zugänglich sein.

I. Die Tastbörstchen und Papillen. — Als Tastorgane sind diejenigen börstchen-, stab- oder zapfenförmigen Gebilde von nach Species und Geschlecht mannigfach wechselnder Gestalt anzusprechen, deren gemeinsames Kennzeichen darin besteht, daß sie Hervorragungen über die Oberfläche der homogenen Cuticula, resp. der Areolen und Interareolarbörstchen bilden und demgemäß Berührungsreizen leicht ausgesetzt sind. In jedem Falle stehen sie durch sogen. „Porenkanäle“ mit Sinneszellen in Verbindung, die in der Hypodermis zwischen den Deckzellen zahlreich gefunden werden. Die Form dieser Zellen unterliegt je nach der Körpergegend geringen Schwankungen; sie haben sehr schlanke Spindelform an den Stellen, wo die Epidermis und ihre stützenden Elemente sehr hoch sind, wie am Vorderende (Fig. 18) und auf der Innenfläche der Schwanzgabel beim ♂ (Fig. 14 *s.z.*); wo die Epidermis flach ist, sind sie meist gedrungener gestaltet und mehr oder weniger schräg orientiert (Fig. 12 *s.z.*). Von den Hypodermiszellen, besonders denen von ausgeprägt fibrillärer Struktur, heben sie sich leicht durch ihr helles Protoplasma ab; der Kern ist oval, bedeutend kleiner als die Hypodermiskerne.

Schwierig ist es, das Verhalten dieser Zellen zum zentralen Nervensystem festzustellen. Sicher ist es, daß sie einen zentripetalen Fortsatz abgeben, den man gelegentlich basiepithelial ein kurzes Stück weit verfolgen kann. Sie gehören also zu dem bei Wirbellosen allgemein verbreiteten Typus der „primären Sinneszellen“. Das distale Ende der Zelle ist in einen dünnen Strang ausgezogen, der durch einen „Porenkanal“ der faserigen Cuticula tritt und mit der Borste endet. Wenn, wie bei G. tolosanus ♀, dieser Porenkanal in der Mitte bauchig erweitert ist (Fig. 12), sieht man in der Achse desselben deutlich eine mit Eisenhämatoxylin sich schwärzende Fibrille, die bis in die Borste zu ver-

folgen ist, über deren Verbleib in der Zelle mir jedoch keins meiner Präparate Aufschluß gab.

Die Verteilung der Tastbörstchen etc. ist bei beiden untersuchten Arten eine ganz diffuse, bei G. tolosanus jedoch so, daß die Borsten stets in den Interareolarfurchen stehen (Fig. 3a *s.b.*), was schon dadurch bedingt ist, daß die Areolen je dem Bezirk einer Epidermiszelle entsprechen, zwischen welche ja die Sinneszellen eingeschaltet sind.

Die Form der Börstchen ist bei G. tolosanus ♀ schmalkegelförmig, abgestumpft (Fig. 12 *s.b.*), beim ♂ etwas schlanker und spitzer. Bei G. aquaticus sind sie beträchtlich länger und haben eine stabförmige Gestalt mit stumpfem Ende (Fig. 18 *s.b.*).

II. Als Genitalpapillen unterscheide ich von den vorgenannten Gebilden diejenigen, welche beim ♂ die Umgebung der Kloake sowie die Innenseite der Schwanzgabel in reicher Zahl bedecken. Sie sind nicht zu verwechseln mit den dort sich findenden langen, röhrenförmigen, oft gegabelten Cuticularbildungen, die oben (p. 7) beschrieben wurden und die es wohl sind, von denen Villot (1891, p. 378) glaubt, daß sie „jouent le rôle d'organes excitateurs (brosses copulatrices etc.)". Die Genitalpapillen von G. aquaticus ♂ weichen von den übrigen Taststäbchen hauptsächlich durch ihre gedrungene, zapfenähnliche Gestalt (Fig. 14 *g.b.*) und durch ihre gehäufte Anordnung ab. Ein wichtigerer Unterschied gegenüber den Rumpfpapillen macht sich bei G. tolosanus ♂ darin bemerkbar, daß die Genitalpapillen, von plumper Form mit leicht verjüngter Basis (Fig. 11a), oft zu Gruppen von 2—3 miteinander verschmolzen sind (Fig. 11 b u. c), so daß hier zuerst ein sehr einfacher Verband mehrerer Sinneszellen zustande kommt. Die Binnenräume der Papillen, in denen je eine Fibrille endet (Fig. 11a), bleiben durch cuticulare Scheidewände getrennt. — Die zugehörigen Sinneszellen (Eig. 14 *s.z.*) sind schlanke, spindelförmige Elemente, deren proximaler Fortsatz zum Bauchmark, resp. zu einem von dessen Gabelästen zieht.

III. Geruchsorgane. Oben schon wurde erwähnt, daß die Organe, denen wir die Funktion der Perzeption chemischer Veränderungen zuschreiben, nur den Männchen zukommen. Auf diese Tatsache gründet sich die Annahme der Homologie der beiden Gebilde, die im folgenden zu beschreiben sind, und die äußerlich bei den beiden Arten sich wenig ähnlich sehen.

Bei G. aquaticus ♂ kennt man seit Camerano (1888, p. 20) eigentümliche Hypodermiswülste („coni epidermici"), die, fast die

ganze Dicke der Cuticula durchsetzend, bis dicht unter die homogene Außenschicht reichen. Sie sind in der Flächenansicht von ovalem Umriß und bestehen aus zwei Hypodermiszellen, die eine zentral gelagerte Sinneszelle umschließen (Fig. 13 *s.z.*). Das Protoplasma der beiden Hüllzellen, welche die normalen Epidermiszellen sehr beträchtlich an Höhe überragen, zeigt eine längsfädig-grobwabige Struktur. Zwischen ihnen gewahrt man den hellen Plasmakörper einer etwa birnförmigen Zelle, deren verschmälerter Fortsatz gegen die Peripherie gerichtet ist. Wie er dort endet, ob er auf einen Porus trifft (was wahrscheinlich und hier und da auch andeutungsweise zu sehen ist) oder ob er blind vor der homogenen Cuticula endigt, konnte ich nicht genau ermitteln. Im übrigen verhalten sich diese Zellen ebenso wie die Tastsinneszellen. Camerano, der die Existenz der Sinneszelle in diesen mutmaßlichen Geruchsorganen nicht kannte, verglich sie mit Vorbehalt gewissen von Vejdovský („System und Morphologie der Oligochäten") beschriebenen Sinnesorganen der Naïiden.

Bei G. tolosanus ♂ kennt man auch schon lange die „großen Areolen", die aus mehreren kleinen, deren Grenzen oft noch durch Börstchenreihen angedeutet sind, verschmolzen zu denken sind. Ueber ihre Verteilung wurde am genauesten von Camerano (1888, p. 13) berichtet, der sie jedoch für der Begattung rein mechanisch dienstbare Hautemergenzen hält. Er fand sie reichlicher am Bauch und den Seiten als dorsal, auf der hinteren Körperhälfte und besonders in der Nähe der Kloake. Alle tragen in der Mitte eine helle Oeffnung, gelegentlich auch deren zwei oder drei. Diese führen — wie die kreuzförmige Figur, die man beim Senken des Tubus auf Flächenpräparaten (Fig. 3b *p'*) in jeder Höhe der faserigen Cuticula bemerkt, lehrt — in einen „Porenkanal". Auf Querschnitten (Fig. 10) ist dieser kaum zu bemerken, nie schwärzt sich darin eine Faser oder dergleichen, so daß ich zweifle, ob er von einem protoplasmatischen Fortsatz der unterliegenden Sinneszelle ausgefüllt ist. Letztere ist stets vorhanden, mit einem Sinnesorgan hat man es also bestimmt zu tun. Da nun aber jede Andeutung eines Tasthärchens oder ähnlichen Gebildes fehlt, dem äußeren Medium hingegen durch den äußeren Porus eine innige Berührung mit dem nervösen Endorgan ermöglicht ist — was beides auch für das oben beschriebene entsprechende Organ von G. aquaticus zutrifft — so halte ich die Deutung als Organ des chemischen Sinns für die

plausibelste. Allerdings glaubt W. A. NAGEL[1]), daß Gordius der chemische Sinn im geschlechtsreifen Zustande vollkommen fehle und gibt als Erklärung hierfür an, daß ja die dicke Cuticula, die auch den Mund verschließe, den Wurm vor schädigenden Agentien genügend schütze; daß er ferner als Parasit auch keines Geschmacksvermögens bedürfe. Mir scheint diese Argumentation doch unzureichend; ich habe oben schon erwähnt, daß ein chemischer Sinn dem Gordius im Geschlechtsleben unentbehrlich sein dürfte; es entspricht dies durchaus der wichtigen Rolle, die Geruchsperzeptionen überhaupt im Tierreiche beim Auffinden der Geschlechter und den Vorbereitungen zur Begattung spielen. Bei den meisten wirbellosen Tieren dürften sie in dieser Hinsicht fast ausschließlich in Betracht kommen.

IV. Sinneszellen der Kopfkalotte. Diese Zellen scheinen den Gordius-Forschern bis jetzt ganz entgangen zu sein, wie denn die histologische Entwirrung des Kopfabschnittes mit der Karminfärbung allein nicht zu leisten sein dürfte. Zwar sprechen schon VILLOT und CAMERANO von in die Hypodermis ausstrahlenden sensiblen Fasern des Kopfnervensystems, und ersterer knüpft daran die oben berührte Hypothese bezüglich des Sehvermögens der Gordiiden. Genauere Angaben über ihre Endigungen fehlen bislang.

Bei beiden von mir untersuchten Species finden sich im Bereich der verdünnten Cuticula an der Kopfkalotte dichtgestellte Sinneszellen (Fig. 18, 19 *s.z.*). Bei G. tolosanus verursacht natürlich die Mundöffnung eine Lücke in dieser Schicht; bei G. aquaticus ist gleichfalls der Scheitel der Wölbung frei von Sinneszellen; hier finden sich nur sehr lange Stützzellen, deren Fasern als kegelförmige Bündel (Fig. 18 *st.z.*) proximalwärts ziehen und wahrscheinlich einen großen Teil des die Vorderseite der zentralen cerebralen Fasermasse bedeckenden und durchflechtenden Gliagewebes bilden. Die Hauptmenge der Sinneszellen folgt demnach in ihrer Verteilung ziemlich genau den durch den versenkten Ganglienzellenring vorgeschriebenen Grenzen. Die Sinneszellen (Fig. 18 *s.z.*) haben, ähnlich wie diejenigen von der Innenfläche der männlichen Schwanzgabel (vergl. Fig. 14 *s.z.*), eine sehr schlanke spindelförmige Gestalt und enthalten in der etwas verdickten Mitte

---

1) Vergl.-physiolog. und anatom. Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmacksinn und ihre Organe. Bibliotheca zoologica, Bd. VII, Heft 18, 1894.

den kleinen ovalen Kern. Der zentripetale Fortsatz tritt in die Fasermasse des Cerebralganglions ein. Ich habe mich nicht mit Sicherheit überzeugen können, daß der distale Fortsatz der Sinneszellen die Cuticula mit einem Porenkanal durchbohrt, auch war, abgesehen von einigen mehr am Rande befindlichen Tastborsten (Fig. 18 *s.b.*), auf zahlreichen durchmusterten Längsschnitten nie etwas von zugehörigen äußeren Integumentbildungen (Börstchen oder dergl.) zu beobachten. Aus diesem Grunde möchte ich den Sinneszellen der Kopfkalotte eine spezifische, von jener der Tastsensillen qualitativ verschiedene Funktion (Lichtempfindung?) zuschreiben. Morphologisch können sie vielleicht mit den Sinneszellen auf den Tentakeln von Polygordius verglichen werden.

Muskulatur.

Das Muskelgewebe ist bei Gordius vertreten durch einen mächtigen, über fast den gesamten Körper sich erstreckenden Längsmuskelschlauch; es zeigt ferner im Anschluß an die Gonodukte und die Begattungsorgane eine reiche Entwickelung (über die Topographie der Genital- und Kloakenmuskulatur siehe bei den einzelnen Abschnitten des Kapitels: Generationsorgane). Ueber die von Vejdovský (1894) beschriebenen zirkulären Muskelfibrillen im Basalteil der Epidermiszellen habe ich mich schon oben (p. 3, Anm. 1) geäußert; die Darmmuskulatur wird weiter unten (p. 42) behandelt werden.

Die Längsmuskulatur, der außer in den Arbeiten von Villot, Vejdovský u. a. in mehreren Einzelabhandlungen (von Grenacher, Schneider, Bütschli, Rohde) ausführliche Beachtung geschenkt worden ist, darf als das bestgekannte Gewebe unserer Würmer gelten. Ich werde daher in der Hauptsache bekannte Tatsachen kurz zu bestätigen, nur in wenigen Fällen Zusätze und Korrekturen zu machen haben. — Von A. Schneider (1866, 1869) wurde Gordius den „Holomyariern“ zugerechnet. Grenacher (1869) und Bütschli (1873) gelang es dagegen, selbständige Muskelzellen zu isolieren, bandförmige, aufrecht gegen die Epidermis gestellte, beiderseits spitz auslaufende Elemente (vergl. Fig. 32), an denen sie ein zentrales Sarkoplasma und eine fibrilläre Rinde unterschieden, den Kern aber noch nicht nachweisen konnten.

Die noch hinsichtlich des feineren Baues der Muskelzelle von Gordius schwebenden Fragen betreffen hauptsächlich: erstens die Ausdehnung der kontraktilen Rinde im Verhältnis zum Sarko-

plasma; ferner die Zuleitung nervöser Reize zur Muskelzelle; endlich die Bedeutung der die Muskelzellen verbindenden homogenen Zwischensubstanz und die Beziehungen der Muskulatur zu den übrigen mesodermalen Geweben.

Der erste Punkt gibt Veranlassung, zunächst noch der feineren Struktur der kontraktilen Rinde einige Bemerkungen zu widmen. Vejdovský (1894) bezeichnet sie als zwei glänzende Platten, die gelegentlich auf dem Querschnitt eine Einschnürung in Knötchen erkennen lassen. Erst Montgomery (1903) gelang es, in dieser Rinde mit Eisenhämatoxylin schwärzbare Fibrillen nachzuweisen. Er erwähnt jedoch nicht, daß diese Fibrillen durch eine weniger intensiv sich schwärzende Kittsubstanz miteinander vereinigt seien, was sich an gut differenzierten Präparaten deutlich beobachten läßt (Fig. 34 *m.f.*, *ki.*). Die Fibrillen bedingen die Längsstreifung der Muskelzelle; eine Querstreifung derselben, wie sie Vejdovský (1894, p. 666, Fig. 47 u. 66) behauptete, muß ich mit Montgomery (l. c. p. 399) in Abrede stellen.

Bezüglich der Ausdehnung der kontraktilen Rinde wird angegeben: von Rohde (1892), daß sie bei G. tolosanus nach innen offen, gegen die Subcuticula hin dagegen geschlossen sei — von Vejdovský (1894), daß sie nach außen stets offen — von Montgomery (1903), daß sie nur im mittleren Teile der Zelle nach außen und innen offen, an den sich verjüngenden Enden der Zelle dagegen rings geschlossen sei. Nach meinen Beobachtungen an G. tolosanus und aquaticus ist die fibrilläre Rinde nach der Peripherie hin mit verschwindenden Ausnahmen stets offen, nach innen jedoch nur eine kurze Strecke weit, etwa in der Mitte der Zelle, wo sie ihre größte Dicke erreicht. Dabei ist noch darauf hinzuweisen, daß die spitz auslaufenden Enden der Muskelfasern nie mitten zwischen den Muskelzellen liegen, sondern, wie diese auf ihrem ganzen Verlaufe, sich dicht an die Hypodermis anlegen. Der kernhaltige Teil der Zelle ist stets einwärts gekehrt (Fig. 33, 34).

Bezüglich der Innervation der Muskelzellen ist von Brandes (1899) die Vermutung geäußert worden, daß die motorischen Nerven von der Hypodermis her ins Sarkoplasma einträten[1]).

---

1) Vermeintlich analog dem Verhalten bei Polygordius; Fraipont (Le genre P., 1887) aber berichtet, daß der motorische Plexus intermuskulär, also zwischen je zwei benachbarten Zellen, sich ausbreite.

Montgomery (1903) teilt diese Ansicht. Camerano (1888, p. 35) bemerkte zwischen der Epidermis und den Muskelfasern „uno strato sottilissimo nel quale sono, per dir così, impiantate le fibre. In questo strato corrono i filamenti nervosi, che discendono dalla lamina mediana del cordone ventrale e che si portano ai muscoli stessi." — So wenig aber wie meinen Vorgängern auf diesem Gebiet ist es mir bis jetzt gelungen, in oder an der Muskelzelle Neurofibrillen nachzuweisen. Sicher ist nur die Existenz peripherer, basal in der Subcuticula verlaufender Nervenfasern, wie ich sie oben beschrieben habe. Ueber ihre näheren Beziehungen zur Muskelzelle geben die von mir angewandten Methoden keinen Aufschluß[1]).

Wie man sich an jedem gut gefärbten Präparat leicht überzeugen kann, ist jede Muskelzelle allseitig von einer dünnen homogenen Lamelle umgeben, deren Verwandtschaft mit der Zwischensubstanz des perienterischen Zellgewebes schon von Bütschli (1873) betont wurde.

Da zwischen den Muskeln und der Epidermis gar kein Raum für andere zellige Elemente vorhanden ist, welche diese Lamelle hätten liefern können, sich auch nie zugehörige Kern- oder Protoplasmareste nachweisen lassen, so muß dieselbe notwendig eine Abscheidung der Muskelzelle selbst (Zellmembran, Sarkolemma) sein (Fig. 33—35 *m.*). So naheliegend dieser Schluß scheint, und obgleich auch schon Villot (1881)[2]) die Sache so beurteilt hatte, macht doch Montgomery (1903) den Vorbehalt, daß die „intermuscular substance" auch ein „degenerate parenchym layer" sein könnte (?). Vejdovský (1894) scheint die Existenz einer solchen Intercellularsubstanz zwischen den Muskeln überhaupt zu bestreiten; die dunkle, zwischen je zwei benachbarte Platten (bei G. Preslii) sich einschiebende Linie deutet er als einen Hohlraum, den er gelegentlich durch Querverbindungen zwischen den Knötchen benachbarter Platten überbrückt findet. Daß hier kein Hohlraum besteht, zeigen besonders solche Präparate, bei denen die intermuskuläre Substanz durch Fuchsin-Pikrinsäure oder Bordeaux-R.

---

1) Auf einigen Präparaten bemerkte ich zwar in der Grundsubstanzlamelle zwischen Epidermis und Myoplasma unregelmäßig verästelte, durch Eisenhämatoxylin dunkel gefärbte Gebilde, von deren Identität mit Nervenzellen ich mich jedoch nicht hinreichend überzeugen konnte.

2) Nach der jetzt geltenden Nomenklatur ist nur der von ihm gebrauchte Name „Perimysium", der eine von Bindezellen gelieferte Hülle bezeichnet, zu verwerfen.

leuchtend rot gefärbt ist. Es mir aber auch nicht gelungen, Querbrücken zwischen den Fibrillenleisten auf irgend eine Weise zur Anschauung zu bringen.

Die intermuskuläre Substanz verhält sich ihrer Struktur nach und Farbstoffen gegenüber genau so wie die „Grundsubstanz" des sogleich zu besprechenden blasigen Bindegewebes (Parenchym). Von dieser ist sie durch eine feine Linie abgesetzt (s. Fig. 36 *l*.). Solche feine Grenzlinien lassen sich auch in der Lamelle zwischen je zwei Muskelzellen und gelegentlich zwischen den Parenchymzellen untereinander mehr oder weniger deutlich erkennen.

Was endlich noch den Muskelkern und das Sarkoplasma angeht, so wüßte ich hierzu wenig nachzutragen. Ersterer hat die öfter abgebildete sehr langgestreckte Gestalt (Fig. 35 *k*); auf Querschnitten erscheint er meist als kleines helles Bläschen. Das Sarkoplasma zeigt wabig-alveolären Bau, ist jedoch bei völlig ausgebildeten Fasern meist auf ein spärliches, weite Vakuolen einschließendes, blaß färbbares Netzwerk reduziert.

Es ist von einigen Theoretikern[1]) viel Gewicht auf die Unterscheidung von mesenchymatischer und epithelialer Muskulatur gelegt worden. Nach Querschnittbildern aus der mittleren Körperregion würde man Gordius unzweifelhaft dem letzteren Typus anreihen müssen. Doch schon Bütschli (1873) hat darauf hingewiesen, daß am Vorderende diese regelmäßig epitheloide Ordnung verloren geht; ich möchte hier nicht unterlassen, diese Verhältnisse noch etwas genauer zu erörtern. Die Veränderungen sind folgende: Unter den das Vorderende erfüllenden Parenchymzellen finden sich peripher solche, die zunächst sich nur durch ihre mehr gestreckte Form auszeichnen. Etwas weiter rückwärts sieht man dann im Sarkoplasma solcher Zellen, der Membran dicht angelegt, spärliche schwarze Fibrillen auftreten, zunächst immer nur am auswärts gekehrten Rande der Zelle. Hier kommen nun solche Formen vor, bei denen die Fibrillenschicht vom distalen Rande her sich auf die seitlichen Flächen der Zelle, bis etwa zur halben Höhe, fortsetzt. Rohde's Angabe (1892), wonach sie sich beim ausgebildeten Gordius tolosanus neben den normalen noch „massenhaft, in den meisten Gegenden sogar in überwiegender Menge" finden, kann ich mich nicht anschließen. Hier am Vorderende fällt noch auf, daß die Muskellage vom Parenchym nicht scharf abgesetzt ist, sondern daß sich die inneren Konturen der ungleich hohen Muskelzellen un-

1) Vgl. O. u. R. Hertwig, Die Cölomtheorie. Jen. Zeitschr. f. Nat., 1882.

regelmäßig zwischen die Parenchymzellen einschieben. Ganz entsprechende Verhältnisse zeigen sich auch am Hinterende. Es weist diese Tatsache darauf hin, daß die regelmäßig einschichtige Anordnung der Muskulatur nicht notwendig durch eine epitheliale Anlage derselben erklärt werden muß, sondern wohl mit mehr Wahrscheinlichkeit als durch die mechanichen Bedingungen, unter denen sie in Wirksamkeit tritt, vorgeschrieben gelten kann. Die Muskulatur von Gordius ist so wenig in toto aus einem epithelialen Blatte hervorgegangen, wie das Parenchym.

Die nahen Beziehungen zwischen Parenchym- und Muskelzelle erhellen ferner aus der Betrachtung der im Dienste des Geschlechtsapparates stehenden Muskulatur. Die kontraktilen Fasern derselben zeigen alle Uebergänge von der plumpen zur langgestreckten Spindelform, von der Einlagerung weniger Fibrillen bis zur Erwerbung einer ansehnlichen kontraktilen Rinde. Dabei erweist sich die Struktur ihres Protoplasmakörpers, des Kernes und der Membran durchaus als vermittelnd zwischen den Verhältnissen, die einerseits für die Längsmuskelzellen, andererseits für die typischen Parenchymzellen (s. u.) gelten. Solche zu Muskelfasern umgewandelten Parenchymelemente finden sich allenthalben in der Umgebung der Gonodukte, der Kloake, des Uterus etc. (Fig. 24, 25). Ihre fibrilläre Rinde ist nach Art der Muskeln vom mesenchymatischen Typus rings geschlossen (Fig. 29 *m*).

Diese Befunde sind um so weniger auffällig, als schon von Villot (1891, p. 361) betont worden ist, daß die Längsmuskulatur (und natürlich ebenso die übrige) aus den peripheren Zellen eines das Blastocöl verdrängenden und erfüllenden mesodermalen Gewebes ihren Ursprung nimmt. Nach allem darf man behaupten, daß zwischen der typischen Parenchymzelle und der extrem ausgebildeten Muskelzelle bei Gordius alle Uebergänge existieren, und darf mit gutem Recht vermuten, daß die embryonale Mesenchymzelle je nach ihrem Platz im Gesamtorganismus bald die kontraktile, bald die nutritorische oder rein stützende Funktion zur Geltung zu bringen vermag[1]).

1) In phylogenetischer Hinsicht hat es am meisten Wahrscheinlichkeit für sich, daß die zahlreichen Verrichtungen eines hochdifferenzierten Mesenchyms ursprünglich in der Muskelzelle vereinigt gewesen seien, daß die „Bewegungszelle" überhaupt (abgesehen von den Keimzellen) das erste aus dem epithelialen Verbande sich lösende Element gewesen ist, das sekundär, unter Aufgabe der Kontraktilität, rein nutritorischen oder neuen mechanischen Aufgaben dienstbar wird.

Parenchym und Schizocöl.

Als Zellkörper bezeichnet man seit MEISSNER (1856) bei Gordiiden ein sehr charakteristisches Füllgewebe („Parenchym"), das, bis auf gewisse, unten näher zu kennzeichnende Hohlraumsysteme, den Leibesraum dieser Würmer zwischen Muskalatur, Darm und Geschlechtsorganen allenthalben erfüllt. Es findet sich demgemäß am reichsten dort entwickelt, wo der Geschlechtsapparat fehlt oder weniger Raum beansprucht, am Vorder- und Hinterende.

VEJDOVSKÝ (1886, 1894) hält den Zellkörper (mit Ausnahme des „hypodermalen Parenchyms", welches wahrscheinlich mit dem von uns als Cerebralganglion gedeuteten Gewebe identisch ist), für gewuchertes Peritonealgewebe, also für ursprünglich epithelialen Charakters. VILLOT (1881, 1887) berichtet, daß bei der Larve das Parenchym durch die Vermehrung mesodermaler Zellen entsteht, deren epitheliale Herkunft und Beschaffenheit er mit v. LINSTOW (1889, p. 257) bestreitet. Dasselbe scheint aus Angaben von TRETIAKOW (1901) hervorzugehen, nach denen schon auf dem 16-zelligen Blastulastadium eine Einwanderung von Zellen („Urmesodermzellen") in die primäre Leibeshöhle stattfindet, durch deren rasche Vermehrung dieselbe ganz erfüllt wird. Ich bin nicht imstande, eigene ontogenetische Beobachtungen gegen VEJDOVSKÝs Ansicht vorzubringen; allerdings habe ich nach den histologischen Befunden den Eindruck gewonnen, daß der Zellkörper von Gordius unter die Gewebe mesenchymatösen Charakters zu rechnen ist.

Die Anordnung der Parenchymzellen läßt auf dem Querschnitt keine Gesetzmäßigkeit erkennen. Eine polare Ausbildung der Zellen ist nirgends bemerkbar, alle Flächen sind gleichwertig, sie besitzen weder Basis noch freie Oberfläche. Die Hohlräume, an die sie gegebenenfalls grenzen, sind lediglich ein sogen. Schizocöl; nie zeigt die begrenzende Zellschicht streng epitheliale Anordnung. Bei voll entwickelten weiblichen Geschlechtsorganen wird eine epitheliale Anordnung dadurch vorgetäuscht, daß in der Umgebung der Ovarien der Parenchymmantel bis auf eine einzige flache Zelllage verdrängt wird; wo diese mechanische Beeinflussung nicht stattfindet, hört auch die epitheloide Ordnung der Parenchymzellen auf. Ob der Schluß, den VEJDOVSKÝ (1894) aus der Anhäufung des Chromatins am proximalen Rande der Kernmembran in den Parenchymelementen eines in starkem (90-proz.) Alkohol konservierten G. pustulosus auf eine „centrade Orientierung der Peritonealzellen" zieht, berechtigt ist, muß auch fraglich erscheinen.

Auf Längsschnitten (oder an aufgehellten ganzen Wurmstücken) fällt ins Auge, daß die Parenchymzellen im mittleren Körperabschnitt in sehr regelmäßigen Querscheiben von je einer Zelle Dicke zusammengeschichtet sind, derart, daß v. LINSTOW (1889, p. 257) von einer „segmentierten Anordnung“ sprechen konnte. Wie mir scheint, kann diese Gruppierung der Zellen nur unter dem Einfluß ihrer mechanischen Beanspruchung sich vollzogen haben; man möchte hierin einen Fingerzeig sehen, daß auch aus rein mechanischen Ursachen, unabhängig von der Metamerie der Zeugungsorgane, sich eine Gliederung der mesenchymatischen Bestandteile des Wurmkörpers quer zur Längsrichtung angebahnt haben könnte.

Form und Struktur der Parenchymzellen. Die Elemente des Zellkörpers sind bei unregelmäßiger Lagerung rundliche bis polyedrische, in der mittleren Region meist parallel der Längsachse des Wurmes prismatisch verlängerte Zellen; im letzteren Falle greifen ihre flach zugespitzten Enden sehr regelmäßig und lückenlos ineinander. Ihre Form wechselt übrigens sehr mannigfaltig je nach dem Orte und ihrer physiologischen Beanspruchung. Allen ist gemeinsam ein saftreicher, den Kern enthaltender Protoplasmakörper und eine mehr oder weniger ansehnliche membranöse Umhüllung (Grundsubstanz). Sie erinnern infolgedessen im Habitus mehr an die Knorpel- und Chordazellen der Vertebraten, als an die typischen Bindezellen, insbesondere des faserigen Bindegewebes; auch der Vergleich mit Pflanzenparenchym, den schon MEISSNER anstellte, liegt nahe. Dazu trägt, neben der Membran, am meisten die vakuoläre Beschaffenheit des Zellinhaltes bei. Auf Schnittpräparaten (Fig. 37, 38) scheint das Protoplasma (*pl.*) gewöhnlich weite, meist kugelförmige Hohlräume zu umschließen; wahrscheinlich sind diese im Leben mit Reservestoffen erfüllt, die im Laufe der Reagentienbehandlung größtenteils entfernt werden oder bei freilebenden Tieren, wie sie mir vorlagen, zum größten Teile schon verbraucht sind; ich habe versäumt, diesen Punkt an lebendem Material zu kontrollieren. Oft aber bemerkt man auch auf Schnitten granuläre Einlagerungen im Protoplasma in verschiedener Zahl und Größe, die durch Eisenhämatoxylin schwärzbar sind; bald verteilen sie sich in Form kleinerer Körnchen über die ganze Zelle, bald finden sich nur wenige größere Einschlüsse. Auch das spärliche, faserige Protoplasma der von größeren Inhaltsmassen freien Zellen zeigt meist am Rande, an der Grenze gegen die Grundsubstanz, zahlreiche feingranuläre Einlagerungen (Fig. 29, 37). Der Kern ist kugelrund bis eiförmig.

Die chromatische Substanz ist in einem lockeren Gerüstwerk verteilt; selten fehlen ein oder mehrere Nukleolen.

Grundsubstanz. Die Parenchymzellen produzieren eine ansehnliche Hülle einer, wie es scheint, homogenen Grundsubstanz, nach der Art einer Zellcuticula (Membran). Ihr färberisches Verhalten (Rotfärbung nach der VAN GIESON-Methode) kennzeichnet sie als echte Bindesubstanz. Sie erscheint fast stets strukturlos, bisweilen mit schwacher fibrillärer Streifung; selbst konzentrische Schichtungslinien sind nur selten wahrzunehmen. Meist findet sich eine feine Grenzkontur zwischen den Membranen zweier benachbarter Zellen, am deutlichsten da, wo die Grundsubstanz der Muskelzellen an die des eigentlichen Parenchyms stößt. Dort fand sich auch oft in letzterer eine körnig-faserige Struktur (Fig. 36) ausgeprägt, welche jedoch wohl nur vom flächenhaften Anschnitt der peripheren körnchenreichen Protoplasmazone (s. o.) herrührt. Positives über die Genese der Bindesubstanz konnte am erwachsenen Tier nicht ermittelt werden.

Die Parenchymzellen sind nach Größe und Form sehr veränderlich, ohne daß hierdurch tiefer gehende Unterschiede in Struktur und Funktion bedingt würden. Zur Bekleidung flächenhafter Bildungen (Bauchstrang, Darm, Genitalorgane) nimmt die Zelle mehr flache oder spindelförmige Gestalt an. Hier findet man auch die kleinsten Zellformen verwendet. Besonders große dagegen treten unmittelbar hinter dem periösophagealen Nervenring bei G. tolosanus (Fig. 16 *par.*) auf; bei G. aquaticus findet sich an der gleichen Stelle eine Vermehrung der Grundsubstanz gegenüber dem Zellkörper (Fig. 18 *par.'*). Wichtiger jedoch ist es, daß spindelförmige Parenchymzellen sich an bestimmten Stellen zu kontraktilen Faserzellen umzuwandeln vermögen, die insbesondere die Kloake und den Ausführungsapparat der Geschlechtsorgane mit starken Muskelwandungen versehen (s. p. 49, 50).

Funktion. Die Aufgabe des Zellkörpers (abgesehen von den kontraktilen Elementen) ist zweifellos zunächst eine mechanische. Wie das Pflanzenparenchym und die Zellen der Chorda dorsalis könnte man ihn als Turgorgewebe bezeichnen. Ganz analog der letzteren muß der Zellkörper für sich allein (durch den Druck innerhalb der Bindezellmembranen) und in Wechselwirkung mit der elastischen Cuticula (entsprechend den Chordascheiden) als wichtiges Stützorgan dienen, das z. B. eine Knickung des Körpers bei der engen Aufrollung im Insektenleibe leicht verhindert. Die

oben erwähnten körnigen Einschlüsse des Protoplasmas beweisen jedoch, daß ihm auch eine wichtige nutritorische Rolle durch die Aufspeicherung von Reservestoffen (Fett?) zufällt. Ob ihm etwa auch die Speicherung dissimilatorischer Stoffwechselprodukte zukommt, ob er demnach die Funktion eines Exkretionsorganes (Speicherniere) zum Teil ersetzt, vermag ich gegenwärtig nicht sicher zu entscheiden [1]). Auf jeden Fall ist beachtenswert, daß dem Parenchym, dem sich der Struktur nach die Muskelzellen eng angliedern, zahlreiche heterogene Funktionen zuerteilt sind. Hierin darf man wohl primitive Zustände erblicken.

Schizocöl. Im Zellkörper treten gewisse Hohlräume auf, deren morphologische und physiologische Bedeutung sehr verschieden beurteilt worden ist. In ersterer Hinsicht erscheinen sie lediglich als Lücken innerhalb des Parenchyms oder zwischen diesem und epithelialen Organen (Darm, Ovar); ihre physiologische Rolle ergibt sich aus ihren Beziehungen zum Darm und Geschlechtsapparat etwa als die eines primitiven Blutgefäßsystems.

1) Der Darmsinus (Fig. 24, 27, 30 *int.s.*) begleitet bei beiden Geschlechtern den Mitteldarm fast in seiner ganzen Ausdehnung; er stellt einen meist ziemlich weiten Hohlraum dar, der einerseits unmittelbar von der basalen Fläche des Epithels, andererseits vom Parenchym begrenzt wird (beim ♀ nimmt er auch das Receptaculum seminis auf). Nur selten wird er, bei sehr praller Füllung des Darmes (Fig. 38), völlig verdrängt. Am vorderen und hinteren Ende ist das Lumen des Sinus bisweilen nicht einheitlich, sondern hier und da durch bindegewebige Lamellen über-

---

1) Bekanntlich ist ein morphologisch selbständiges Exkretionsorgan bei Gordius nicht nachgewiesen. Es leuchtet aber ein, daß ein solches für das kurze Freileben des Wurmes nur geringe Bedeutung haben kann, denn während des parasitischen Lebens spielen die dissimilatorischen Vorgänge vermutlich eine ganz untergeordnete Rolle. Von dem „Supraintestinalorgan", das Montgomery (1903, p. 439) bei einem einzigen, zudem von Coccidien befallenen ♀ von Paragordius varius fand und das er für einen „new type of excretory organ" erklärt, vermag ich bei meinen Species nichts zu entdecken. Nach der Beschreibung des Autors bleibt nicht nur seine Funktion als Exkretionsorgan rätselhaft, sondern man darf es auch nicht einmal als irgend eine normale Organbildung gelten lassen, da es sich in nichts als seiner absonderlichen Gestalt von den Sekretkoagulaten zu unterscheiden scheint, die Montgomery am gleichen Orte einiger ebenfalls von den Parasiten befallenen Männchen vorfand.

brückt. Villot (1887, 1889) und Camerano (1888) glauben, daß die Degeneration des Darmes den unmittelbaren Anlaß zur Bildung dieses Hohlraumes gebe, der dann durch die Zerstörung („dégénérescence graisseuse") der umgebenden Parenchymzellen sich vergrößere. Vejdovský (1894, p. 676) nennt ihn Periintestinalhöhle und schreibt ihm den Charakter einer primären Leibeshöhle zu. Meist sieht man den Darmsinus mit körnigen Gerinnseln (s. Fig. 30) von vermutlich aus dem angrenzenden Parenchym diffundierter Flüssigkeit erfüllt. Gegen die anderen intraparenchymatischen Hohlräume ist der Darmsinus vollständig geschlossen; ebenso entbehrt er einer Oeffnung nach außen. Die Bezeichnung „Exkretionsröhre" (Vejdovský, 1886) ließe sich darum höchstens in dem oben für den gesamten Zellkörper angedeuteten Sinne verteidigen; denn daß der Darm gelöste Exkretionsstoffe aus dem Sinus resorbieren und ausscheiden sollte (Montgomery), ist bei der degenerierten Beschaffenheit des ersteren wenig wahrscheinlich.

2) Der Rückenkanal (Rückengefäß), (Fig. 30 *d.s.*) ist auf das weibliche Geschlecht beschränkt. Er verläuft dorsal zwischen den beiden Uteri und vermittelt augenscheinlich die Ernährung der darin eingeschlossenen reifenden Eier. Vejdovský (1894, p. 676) leitet ihn von der „Leibeshöhle" durch Spaltung der „Mesenterien" her. Villot (1887) und v. Linstow (1889, 1891) schreiben diesem Kanal besondere morphologische Beziehungen zu den Ovarien zu; letzterer bildet (Fig. 7 u. 8 der 2. Arbeit) sogar eine vordere Kommunikation desselben mit den Längsgängen („Eiersäcken"), eine hintere mit den Ovarialdivertikeln ab. Ich vermag dies nicht zu bestätigen. Der Kanal endet an beiden Enden blind im Zellkörper, er ist rings von Parenchymzellen ziemlich unregelmäßig begrenzt. Sein Lumen ist selten einheitlich, sondern wird oft durch Bindegewebslamellen in 2—3 Abteilungen geschieden. Nicht selten hatte ich auch den Eindruck, daß die Binnenräume benachbarter Parenchymzellen in offener Verbindung mit dem Kanallumen ständen. In einem Falle fand sich in dem letzteren selbst ein blaß gefärbter Kern. Aus solchen Bildern habe ich den Eindruck gewonnen, daß der Kanal (besser wohl: „Sinus") nicht aus der Erweiterung intercellularer Spalten, sondern aus der Verschmelzung mehrerer Zellbinnenräume, unter Degeneration ihres Inhaltes, entstanden ist, also nach einem Modus, den man in der Botanik als den lysigenen bezeichnen würde. Ob dies für alle parenchymatösen Hohlräume von Gordius gilt, kann ich zur Zeit nicht entscheiden.

3) Die Ovarialsinus (Fig. 30 *o.s.*) kommen natürlich ebenfalls nur dem weiblichen Geschlechte zu. In ihrer Anordnung sind sie bestimmt durch die segmentalen seitlichen Wucherungen der Genitalrohrwand (Ovarialdivertikel). Sie sind begrenzt einerseits (distal) vom Parenchym, andererseits vom Keimepithel resp. den reifenden Eiermassen. Wo letztere in großer Zahl vorhanden sind, pflegt das Lumen des Sinus zu obliterieren. Man studiert sie deshalb besser am Vorder- und Hinterende der Gonade, wo die einzelnen segmentalen Sinus ganz selbständig und voneinander durch mehr oder weniger dünne Parenchymscheidewände getrennt sind. Ihre Funktion stimmt mit der des Rückenkanals überein.

Bei geschlechtsreifen Männchen bemerken wir nichts, weder von dem dorso-medianen, noch von diesen lateralen Schizocölräumen. Statt dessen durchzieht ein Paar langgestreckter, röhrenförmiger Gebilde, in denen die Samenzellen reifen, den Wurmkörper (Fig. 24, 25 *s.s.*). Diese „Samensäcke" (Vejdovský) kennzeichnen sich ebenfalls als Schizocöl dadurch, daß sie einer epithelialen Auskleidung fast ihrer ganzen Länge nach entbehren und statt dessen rings von Parenchym umgeben sind. Wie unten zu zeigen ist, verdanken sie ihre Entstehung der Auflösung der epithelialen Wandung der männlichen Gonade, so daß sie im Grunde dem Binnenraum der letzteren + einem möglicherweise vorhanden gewesenen lateralen, aber nicht segmental zerfallenen, Blutsinus entprechen. Es besteht also zwischen den Ovarialsinus und den Samensäcken nur eine unvollkommene Homologie.

Im vorderen Abschnitt des Darmsinus eines ♀ von G. tolosanus fand ich eine große Anzahl freier Zellen von runder Gestalt mit vakuolenreichem Protoplasma (Fig. 31). Sie dürften wohl als Blutzellen zu betrachten sein; ihre Herkunft ist ungewiß.

Darmkanal und Kloake.

Der Darm verläuft geradegestreckt durch die ganze Länge des Körpers. Man unterscheidet an ihm einen kurzen (ektodermalen) Schlund, einen langen Mitteldarm und die (ebenfalls ektodermale) Kloake. Schon den älteren Forschern war bekannt, daß die Verdauungsorgane der Gordien einer weitgehenden Rückbildung unterliegen. Ueber den Grad der letzteren gingen allerdings die Meinungen auseinander, was sich zum Teil wohl daraus erklärt, daß dieser Prozeß bei den einzelnen Arten verschieden

weit fortschreitet. In jedem Falle hat sich die Ansicht MEISSNERS (1856), daß der geschlechtsreife Wurm des Afters entbehre, und daß der Vorderdarm in das Parenchym übergehe, als unrichtig erwiesen. Die Rückbildung des Mundes und des Schlundes finde ich bei G. tolosanus und G. aquaticus beträchtlich verschieden.

Die Mundöffnung liegt bei G. tolosanus fast terminal am Vorderende, ein wenig auf die Ventralseite verschoben. Sie besteht in einem engen, die Cuticula durchbohrenden, sich einwärts rasch erweiternden Porus (Fig. 15 *o*). Der Schlund (*oes.*) ist ziemlich umfangreich erhalten, von bauchiger Gestalt, durch den Nervenring in eine vordere und eine kleinere hintere Anschwellung geteilt. Ein Lumen ist, außer ganz nahe am Mundporus, nicht zu bemerken; statt dessen findet man eine kompakte Masse regellos gehäufter Zellen mit meist noch deutlichen Kernen, aber von blasigem Aussehen (Fig. 15, 16 *oes.*). Nur an der Peripherie ist die epitheliale Ordnung noch angedeutet. Der erste Eindruck läßt diese Zellmasse dem mesodermalen Parenchym nicht unähnlich erscheinen, und hieraus erklärt sich vielleicht der MEISSNERsche Irrtum. Kurz nach dem Durchtritt durch den periösophagealen Nervenring (Fig. 15 *c.g.*) verjüngt sich der Umfang des Schlundes zu einem dünnen, nur wenige Zellen im Querschnitt enthaltenden Strange, durch den meist der Zusammenhang mit dem Mitteldarm bewahrt wird; in anderen Fällen ist dieser völlig unterbrochen, es scheint also der Grad der Degeneration auch individuellen Schwankungen zu unterliegen.

Bei G. aquaticus gelingt es zwar meist, die Mundöffnung als ein chitinöses Röhrchen noch aufzufinden; der Schlund jedoch ist völlig atrophiert, was natürlich die Ausbildung des Nervenrings und des Cerebralganglions nicht unwesentlich beeinflußt.

Wollen wir das Epithel des Mitteldarms studieren, so gehen wir am vorteilhaftesten von dem hinteren Körperende aus; denn da die Degeneration des Verdauungskanals von vorn nach hinten fortschreitet, so dürfen wir erwarten, dort noch eine dem normalen, tätigen Zustande am meisten entsprechende Beschaffenheit der Zellen anzutreffen. Und in der Tat findet man hier schöne regelmäßige Cylinderzellen mit ovalem Kern und meist zart längsgestreiftem Protoplasma (Fig. 39). Man überzeugt sich leicht, daß diese Struktur einer regelmäßigen Anordnung der Waben in Längsreihen entspricht. In der kaudalen Darmregion von G. tolo-

sanus war auch deutlich zu beobachten, daß die freie innere Oberfläche des Epithels einen sehr regelmäßigen fibrillär struierten Saum trägt, der offenbar aus kurzen Cilien besteht. An der Basis dieser letzteren bemerkt man eine dunkle Randzone, die die Basalkörnerreihe enthält. Nicht überall ist der Cilienbesatz kontinuierlich, sondern bisweilen durch die Sekretporen einzelliger Drüsen unterbrochen. Wie es scheint, sind hier sämtliche Zellen sekretorisch tätig und tragen dann nur peripher Cilien (Fig. 40). Das Protoplasma erscheint in der Umgebung des Kernes durch Sekreteinschlüsse aufgehellt.

Gegen den vorderen Körperteil hin verlieren die Darmzellen zunächst ihren Cilienbesatz; die feinwabige Struktur des Protoplasmas verwandelt sich allmählich in eine grob-vakuoläre; ganz vorn stellt der Darm oft nur einen dünnen Strang aus kümmerlichen Zellresten dar. Die speziellen Vorgänge der Degeneration dürfen wohl hier, als für unseren Zweck unwesentlich, übergangen werden.

Als Differenzierungsprodukt des Darmepithels ist aber noch zu erwähnen eine Schicht zirkulärer Muskelfibrillen, welche von Villot 1874 (l. c.) entdeckt, 1887 zu elastischen Fasern umgedeutet, von Vejdovský (1894, p. 685) aber als kontraktile Fasern bestätigt wurden; dieselben gelangen im Basalteil der Darmzellen, die demnach echte Epithelmuskelzellen sind, zur Ausbildung. Fig. 38 zeigt die mit Eisenhämatoxylin intensiv geschwärzten Fibrillen (*m.f.*) auf dem Querschnitt, Fig. 37 auf dem Längsschnitt des Darmes. Lage, Anordnung und Form der Fibrillen lassen kaum einen Zweifel, daß es sich um kontraktile Elemente handelt. Außerhalb dieser (nicht streng einreihigen) Lage von Muskelfibrillen findet sich eine dünne homogene Lamelle (*b*), die ebenfalls dem Darmepithel zugehört. An Fuchsin-Pikrinsäurepräparaten hebt sie sich deutlich gelb von der benachbarten rot gefärbten bindegewebigen Grundsubstanz ab. Auch dort, wo der Darm frei im ventralen Sinus liegt, scheint die „Basalmembran“ seine einzige Umhüllung zu sein. Meist liegt er ventral dem Parenchym auf, das sich auch seitlich eine Strecke weit an ihm hinaufziehen kann, ohne ihn ganz zu umschließen, oder das sich sogar zu einer Art ventralen Mesenteriums auszieht.

Eine Kloake, im Sinne eines Anal- und Genitalöffnungen vereinigenden ektodermalen Hohlraums, existiert, wie schon Camerano (1888, p. 41) einwandfrei bewies, bei beiden Geschlechtern von Gordius. Die Kloake von G. aquaticus ♂ ist ein vertikal

orientierter, verkehrt flaschenförmiger Hohlraum, in dessen weiten inneren Abschnitt dorsal der Darm, lateral die Vasa deferentia einmünden (Fig. 24 *cl.*). Der äußere, halsartig verschmälerte Teil führt zu der ziemlich engen ventral gelegenen Mündung, die nach hinten von der Schwanzgabel noch weit überragt wird. Die epitheliale Auskleidung der Kloake, in der zahlreiche Drüsenzellen vorkommen, stammt vom Ektoderm, wofür auch beim erwachsenen Tier der starke, mit Höckern und Borsten besetzte Cuticularüberzug Zeugnis ablegt.

Eine Streitfrage bildet noch die Verwendung der männlichen Kloake als Begattungsorgan. Die erste Behauptung, daß der Endteil derselben als „Bursa copulatrix" ausgestülpt werden könne, rührt von Vejdovský (1886) her. Seinen Angaben wurde aber von Camerano, v. Linstow und Villot (1891) entschieden widersprochen. Obgleich ich die Vorgänge bei der Kopulation nicht aus eigener Anschauung studieren konnte, glaube ich ebenso entschieden an der Vejdovskýschen Ansicht festhalten zu müssen, und zwar aus folgenden Gründen. Einmal spricht dafür die Oberflächenstruktur der Cuticula in der Kloake, die zahlreiche kräftige Borsten und Haken aufweist, die in der Ruhelage gegen die Oeffnung hin gerichtet sind. Diese Bewaffnung hat in solcher Lage gar keinen zweckmäßigen Sinn, und ohne diesen würde sie schwerlich entstanden sein. Sie könnte höchstens das Eindringen eines Gegenstandes von außen in die Kloake verwehren, doch ist gar keine solche Gefahr abzusehen. Denkt man sich dagegen die Kloake ausgestülpt, wobei die Samenleitermündungen in die Nähe der Spitze des nun etwa plump-zapfenförmigen Organs geraten, so hindern die Stacheln nicht, daß dieses als Penis in die weibliche Kloake eingeführt werde, wirken dagegen als Widerhaken. Solche aber sind an Begattungsorganen ein keineswegs seltenes Vorkommnis. Der gemutmaßten Verwendung dieses Apparates entspricht sehr gut die Anordnung der Kloakenmuskulatur (Fig. 25a u. b, 24 *cl.m.*). Die mächtigen, von der Kloake radiär ausstrahlenden Muskelbündel (auf dem Querschnitt oft von Flügelform) können allerdings nur zum Zurückziehen derselben dienen, sichern aber, wenn das Begattungsorgan ausgestülpt ist, den innigen Verband der kopulierenden Individuen, indem sie die Widerhaken fest ziehen, und befördern mit ihrem auf das Parenchym ausgeübten Zug (und damit dem Druck auf die Samensäcke) vielleicht auch die Energie der Ejakulation. Die Ausstülpung der Kloake, zu der sicherlich viel weniger Kraft erforderlich ist, wird wahrscheinlich

von den spärlichen tangentialen Muskelfasern mit Unterstützung des Zellkörperturgors bewirkt.

Beim ♀ (G. tolosanus) existiert auch als Ausführungsweg des Darmes und der Geschlechtsorgane nur eine fast terminal gelegene, ein wenig auf die Bauchseite verschobene Oeffnung (Fig. 27a). Der Raum, in den diese führt, kann daher mit demselben Rechte wie beim ♂ als Kloake (*cl.*) bezeichnet werden. Die weibliche Kloake ist ähnlich orientiert wie beim ♂ und erhält von vorn her die Mündung des Atriums, das durch eine Epithelduplikatur von ihr geschieden wird. Oberhalb dieser Mündung setzt sie sich noch ein Stück weit in vertikaler Richtung fort und geht dorsal in den Darm über. Sie ist von einschichtigem Epithel, wie es scheint ohne cuticulare Bekleidung, überzogen.

Generationsorgane.

Die Gordiiden sind getrenntgeschlechtlich. Ein Vorherrschen des einen Geschlechts an Zahl ist nicht beobachtet worden. Sekundäre Geschlechtscharaktere fanden sich in der Struktur des Integuments und der Sinnesorgane ausgesprochen und wurden an den entsprechenden Stellen erwähnt. Meist übertreffen die ♀♀ die ♂♂ etwas an Länge und Dicke. Das bequemste äußere Kennzeichen der letzteren bietet das bei unseren Arten stets tief gespaltene Schwanzende, das beim ♀ höchstens flach eingekerbt (G. tolosanus), meist aber einfach abgerundet ist. Wie es bei parasitischen Organismen die Regel ist und auch bei den Gordiiden wegen der schwierigen Wirtswechselverhältnisse zu erwarten steht, sind bei diesen in beiden Geschlechtern die Zeugungsorgane äußerst mächtig entwickelt. Alle freilebend im Wasser angetroffenen Gordien sind geschlechtsreif. Die kurze Zeit des freien Lebens ist ausschließlich dem Geschäft der Begattung und der Eiablage gewidmet.

A. **Die weiblichen Geschlechtsorgane.** Ihre Teile sind:

1) zwei den Wurmkörper symmetrisch längs durchlaufende epitheliale Röhren: Eierstockschläuche, Meissner 1856; Ovidukte, Grenacher 1868; Eibehälter, Vejdovský 1888; tubes ovariens, Villot 1890; Uteri, Montgomery 1903;

2) metamer sich folgende seitliche Ausstülpungen der Längsröhren, welche die Keim- und Reifestätten der Eier sind: Ovarien, Grenacher 1868, Vejdovský 1888, 1894, Montgomery 1903; grappes ovigères, Villot 1889

3) enge schlauchförmige Verlängerungen der Längsröhren nach hinten, welche die Ausführung der reifen Eier besorgen: Tuben, MEISSNER 1856; Ovidukte, GRENACHER 1868, VILLOT 1887, VEJDOVSKÝ 1888 („Eileiter"), MONTGOMERY 1903;

4) ein unpaarer Abschnitt mit drüsiger Wandung, in den die Eileiter einmünden: vorderer Abschnitt des Uterus von MEISSNER 1856 und GRENACHER 1868; Uterus, VILLOT 1887; Atrium, VEJDOVSKÝ 1888, MONTGOMERY 1903;

5) die Samentasche (Receptaculum seminis), die ebenfalls dorsal in den eben genannten Abschnitt mündet;

6) ein geräumiger kaudaler unpaarer Abschnitt, mit dem unter No. 4 genannten durch eine von einer Ringfalte eingeengte Oeffnung kommunizierend; ebenfalls mit drüsiger Wandung, am kaudalsten Ende sich mit dem dorsal einmündenden Darm zu einer kurzen Kloake vereinigend: von MEISSNER und GRENACHER zum Uterus, von VEJDOVSKÝ (1888) zum Atrium gerechnet; Vestibulum[1]) VILLOT 1887; Kloake, MONTGOMERY 1903.

Man erkennt, daß die Namen der einzelnen Abschnitte des weiblichen Genitaltrakts von Gordius großenteils der Wirbeltieranatomie entlehnt und nach der annähernden Uebereinstimmung der Lagebeziehungen an den Wurm vergeben sind. Bei der morphologischen Vielgestaltigkeit der Zeugungsorgane im Tierreiche wird man sich bei der begrifflichen Abgrenzung ihrer Teile vornehmlich an ihre physiologischen Merkmale halten müssen. Ovarium bezeichnet in diesem Sinne stets die Keimstätte der Eier, den epithelialen Mutterboden der Keimzellen; doch können auch zahlreiche lokalisierte Keimstätten, dann meist unter Bildung eines mehr oder weniger reich gegliederten Hohlorganes, zu einem zusammengesetzten Ovarium sich vereinigen (wie z. B. bei den Insekten, wo man dann die einzelnen Keimstätten als Eiröhren unterscheidet). Unter Ovidukten versteht man gewöhnlich röhrenförmige, nur zu kürzerem Verweilen der Eier beim Durchtritt aus dem Ovarium nach außen dienende Gebilde. Uterus bedeutet dagegen einen mehr oder weniger geräumigen Abschnitt des Genitalsystems, der zum vorläufigen Aufenthalt befruchteter Eier, eventuell während des Ablaufs der ersten Entwickelungsvorgänge, bestimmt ist; von einem Uterus kann man darum nur bei solchen Tieren sprechen, bei denen eine innere Befruchtung und eine mehr oder weniger weit fortschreitende Entwickelung der Eier innerhalb des mütterlichen Organismus stattfindet. Uneigentlich gibt man diesen Titel aber auch solchen Organen, die dem Ei gewisse schützende oder ernährende

---

1) Allerdings schreibt V. dem Vestibulum eine cuticulare Auskleidung zu.

Zutaten (Schale etc.) liefern (wie bei Gastropoden, Amphibien u. a.).

Wir bezeichnen demzufolge die unter No. 1 und 2 genannten Gebilde bei Gordius zusammen als Ovarium und unterscheiden sie als Ovariallängsgänge und Ovarialdivertikel; No. 3 mit Grenacher und den späteren Autoren als Ovidukte; No. 4 als Uterus, aber nur im weiter gefaßten Sinne, insofern als dort zwar die Eier befruchtet werden und eine gallertige Hülle erhalten, ohne jedoch länger zu verweilen; die Embryonalentwickelung vollzieht sich außerhalb des mütterlichen Organismus. Bezüglich des Receptaculum seminis bestehen keine Zweifel. Die Namen Atrium und Kloake werden dagegen in sehr schwankendem Sinne gebraucht; ich behalte den ersteren ausschließlich dem unter No. 6 bezeichneten Raum vor. Die Ausdehnung der Kloake ist durch die Einmündungsstelle des Darmes und des Atriums und durch die kaudale Körperöffnung (Anogenitalporus) gekennzeichnet (Fig. 27 *cl.*).

Die Ovariallängsgänge (Fig. 30 *ov.l.*) sind geräumige Röhren, die sich von der Oesophagealregion bis zum Hinterende erstrecken und deren Lumen nur gelegentlich durch reife Eiermassen in den Divertikeln verdrängt wird. Sie sind in mehr oder weniger dünnen Membranen (sogen. „Mesenterien“) des parenchymatösen Bindegewebes aufgehängt und grenzen dorsal an den Rückenkanal, ventral an den Darmsinus. Sie besitzen eine selbständige, einschichtig-epitheliale Wand, deren Zellen im größten Teile des Körpers sehr flach, nur im kaudalen höher sind. Dieses begrenzende Epithel entspricht einem Keimepithel, d. h. aus ihm nehmen lokal die Keimzellen ihren Ursprung, während der Rest steril bleibt und ein Behältnis der freien Eier bildet. Ausgezeichnet und als echtes Epithel aufs deutlichste charakterisiert ist dies Gonothel durch den Besitz einer Cilienbekleidung auf der freien Oberfläche des kaudalsten Abschnittes, die sich rückwärts in die Ovidukte fortsetzt, nach vorn ein Stück weit über die hintersten Ovarialdivertikel hinausgeht.

Die einzige positive Beobachtung über die ontogenetische Entstehungsart der Längsröhren rührt von Vejdovský (1888) her, der das Auftreten derselben zeitlich vor den Mesenterien konstatierte. Da wir aber wissen, daß epitheliale Organe nur aus epithelialem Embryonalgewebe ihren Ursprung nehmen und daß sich dieser Prozeß stets unter dem mehr oder minder deutlichen Bilde einer Faltung (Ausstülpung, wobei auf das Vorhandensein des Divertikellumens am wenigsten Gewicht fällt) abspielt, nie auf eine solide Einwucherung zurückzuführen ist[1]), so dürfen wir

1) Aus phylogenetischen und ontogenetischen Beobachtungen erhellt, daß alle Zellen des Metazoenkörpers einst zweipolig differen-

schließen, daß auch das epitheliale Gonadenrohr von Gordius als Divertikel eines epithelialen Embryonalorgans entstanden ist, und daß noch seine Ausmündung in die Kloake die Stelle bezeichnet, von der diese Ausstülpung ausgegangen ist.

Die Ovarialdivertikel (Fig. 30 *div.*) sind seitliche (distale) Wucherungen des Keimepithels, die eine Strecke hinter dem vorderen blinden Ende des Längsganges beginnen und sich in ununterbrochener Folge bis zum kaudalen Ende (Beginn der Ovidukte) fortsetzen. Ihre ansehnlichste Entwickelung erfahren sie im mittleren Körperabschnitt; gegen die beiden Enden nimmt ihr Umfang und die Zahl der in ihnen produzierten Keimzellen ab. Die Ovarialdivertikel sind die eigentlichen Bildungs- und Reifestätten der letzteren. Der Name wurde mit Rücksicht darauf gewählt, daß die Ovarien sich meist unter dem Bilde einer lateralen Ausstülpung des Keimepithels darstellen, in die sich das Gonocöl selbst fortsetzt. Betrachtet man jedoch die ersten Ovarien im vordersten Teil des Längsganges, so findet man zwar die Eizellen peripher gruppiert, die Mitte der „Ausstülpung" aber von einem lockeren Gewebe erfüllt, dessen Zellen eine epitheliale Anordnung nicht zeigen, sondern durch unregelmäßige Fortsätze netzig miteinander verbunden erscheinen (ähnlich, wie es etwa in der Schmelzpulpa der Fall ist). Das Divertikellumen scheint demnach erst sekundär durch teilweise Resorption dieses Zwischengewebes, das sich nur spärlich als verbindendes Element zwischen den Eizellen erhält, zu entstehen. Die Herkunft desselben erklärt sich aus der Betrachtung des Längsgangepithels im vordersten, engen, noch divertikellosen Abschnitt. Hier zeigen sich nämlich die Zellen mit großen, hellen Vakuolen erfüllt deren Vermehrung und Vergrößerung dann in den Divertikeln eine sternförmige Gestalt des Protoplasmakörpers bedingt. — Die Eizellen wölben sich in den reifen Ovarien gegen das Parenchym, resp. den zwischen der Divertikelwand und dem Parenchym bleibenden Spaltraum vor, fallen jedoch zur Entleerung

---

ziert und zu epithelialem Verbande vereinigt gewesen sind. Wichtig ist, daß alle Epithelien sich in Kontinuität voneinander herleiten. Es scheint, daß Zellen, die einmal aus dem epithelialen Verbande ausgetreten sind, ihre bipolare Struktur zugunsten einer multi- oder apolaren aufgegeben haben, nie wieder echte Epithelien bilden können; allen sekundär aus mesenchymatischen Zellen erzeugten flächenhaften Bildungen (Endothelien etc.) fehlt das Vermögen zur Erzeugung spezifisch epitheleigener Oberflächenstrukturen (Cuticula, Cilien, Stäbchen).

in den Binnenraum des Blindsackes und gelangen aus diesem in den Längsgang. Bei voller Entwickelung verdrängen die Eiermassen das Parenchym bis auf eine dünne, zwischen jene und die Muskelschicht eingeschobene Zelllage. Die öfters betonte mehr oder weniger regelmäßig fächerförmige Anordnung der Eier, der wenig allgemeine Bedeutung zukommt, ist lediglich durch die Bildung sekundärer Läppchen an dem ursprünglichen Ovarialwulst zu erklären.

Die Eier erscheinen in den Divertikeln kugelrund. In dem grobvakuolären Protoplasma sind reichliche Dottermengen aufgespeichert. Eine eigene Membran existiert nur als zarte Verdichtungszone des peripheren Plasmas; von Hilfszellen gelieferte Hüllen scheinen zu fehlen. Der kreisrunde Kern zeigt feinwabige Struktur und großen Nucleolus. Im Ovariallängsgang liegen die Eier eng zusammengedrängt und erscheinen gegeneinander abgeplattet.

Die Ovidukte sind direkte Fortsetzungen der epithelialen Ovariallängsgänge, die sich ihnen kaudalwärts unter rasch zunehmender Verengerung ihres Durchmessers angliedern. Von ihrer Ursprungsstelle aus den Längsgängen ziehen die Ovidukte als dünne Kanäle zunächst ventralwärts, biegen sich dann wieder aufwärts und münden beiderseits in hornförmige Divertikel des Uterus (Fig. 27 *ovd.*). Ihre Wandung besteht aus einem einschichtigen, Cilien tragenden Epithel. Nach außen ist dasselbe umhüllt von einer aus der Umwandlung der benachbarten Parenchymelemente zu kontraktilen Fasern (vergl. p. 37) hervorgegangenen zirkulären und teilweise auch longitudinalen Muskelhülle.

Das Receptaculum seminis (Fig. 27, 30 *rec.s.*) ist ein beutelförmiges Organ, das seine größte Weite in demjenigen Teile erlangt, wo es seitlich neben dem Darme in den kaudalen Abschnitt des Darmsinus eingebettet liegt. Gegen die (mediane) Einmündungsstelle in den Uterus hin zieht es sich in einen schlauchförmigen Hals aus. Bei geschlechtsreifen Weibchen ist es meist prall mit Sperma angefüllt; vor der Begattung (bezw. nach der Entleerung) ist seine Wand schlaff und vielfach gefaltet (wie auf Fig. 27 *rec.s.*). Letztere besteht aus einem einschichtigen Cylinderepithel; die Zellen desselben sind höher im ausleitenden Abschnitt (Hals), im übrigen ziemlich flach, derart, daß der Protoplasmakörper der Zelle durch den großen rundlichen Kern vorgewölbt wird, was dem Epithel eine unebene innere Oberfläche verleiht. Das Protoplasma zeigt die „grobgranuläre“ (großwabige) Beschaffenheit sekretorischer Zellen. Ob die durch Eisenhämatoxylin stark

geschwärzte Basis der Zellen Muskelfibrillen enthält, wie es mir an manchen Stellen sehr wahrscheinlich wurde, kann ich nicht sicher entscheiden. Der Halsteil ist von einem starken Ringmuskel mesenchymatischer Fasern umgeben.

Der Uterus ist ein plump-spindelförmiges Organ mit drüsigen Wandungen, in welches vorn, medioventral, die Samentasche, seitlich die Ovidukte in zwei hornförmige Fortsätze einmünden (Fig. 27 *ut.*). Der Hohlraum des Organs ist kaudal durch einen von der ventralen Fläche sich erhebenden Parenchymwulst gegen das Atrium abgesetzt, von dem er sich auch durch die Beschaffenheit seiner Wandung leicht unterscheidet. Das Uterusepithel sendet zahlreiche, weit in das Lumen vorspringende Zellbüschel aus; an den Zellen dieser letzteren sowohl, wie an denen des wandständigen Epithels fällt die Tendenz auf, pseudopodienartige Fortsätze („Zotten") zu bilden, die sich beträchtlich über die freie Oberfläche gegen das Lumen erheben (Fig. 28). Das Protoplasma der Zellen, ebenso die dichtgedrängten rundlichen Kerne zeigen einen grobwabigen Bau. Seine muskuläre Umkleidung verdankt auch der Uterus den in longitudinalen und zirkulären Zügen angeordneten kontraktilen Mesenchymzellen.

Das Atrium (Fig. 27 *atr.*) schließt sich dem Uterus, von dem es gewissermaßen nur einen kaudalen Abschnitt darstellt, unmittelbar mit geräumiger Kommunikationsöffnung an. Seine Wandung bezeichnet v. Linstow (1889, p. 260) als ein „Netzwerk einzelliger Drüsen". Allerdings zeigt das drüsige Epithel eine eigenartige Entwickelung. Günstig orientierte Schnitte zeigen, daß das Lumen des Atriums durch radiär angeordnete Epithelvorsprünge eingeengt wird. Ein senkrecht zu deren Längsrichtung geführter Schnitt zeigt aber, daß es sich nicht um isolierte zottenartige Vorstülpungen handelt, sondern daß seitliche Verbindungen zwischen den einzelnen Leisten bestehen, so daß hier in der Tat das Bild eines Netzwerkes vorgetäuscht wird. Aus dem Vergleich mit dem Längsschnitt ergibt sich jedoch, körperlich gedacht, ein System gegen die Peripherie blind geschlossener, gegen das Zentrum offener Radialtuben, im ganzen also annähernd das Bild einer sehr regelmäßigen zusammengesetzten tubulösen Drüse. Ein wichtiger Unterschied jedoch gegenüber den normalen Drüsentubuli (etwa der Vertebraten) besteht hinsichtlich der Orientierung der secernierenden Zellen. Die Zellleisten, welche in unserem Falle die Lumina der einzelnen Blindröhren voneinander scheiden, sind keine Epithelduplikaturen, der freien, nach innen gekehrten

Zellfläche liegt nicht die basale diametral gegenüber; vielmehr liegen die Basen sämtlicher Zellen in einer Fläche, nämlich am äußersten Umfang der Atriumwand (Fig. 29 *f.*). Demzufolge ist der Basalteil der am weitesten gegen das zentrale Lumen vorspringenden Zellen in einen langen, schmalen Fortsatz ausgezogen, der, wie die anderen, mit mehr oder weniger breiter Basis aufsitzenden Zellen, bis zur Grenze gegen die mesodermale Hülle reicht. Der abgebildete Schnitt (Fig. 29) ist zwar nicht sehr übersichtlich orientiert, bietet aber den Vorteil, die radialen Tubuli sowohl im Längs- (*a*), als im Querschnitt (*b*) zu zeigen. Das Protoplasma der Zellen zeigt eine großwabige Struktur, wie sie sekretorisch tätigen Zellen eigentümlich ist. Fibrilläre Differenzierungen der Wabenwandungen endigen basal mit schwärzbaren Verdickungen, durch deren horizontale Verbindungen eine dem Epithel zugehörige Basalmembran gebildet wird. Die muskulöse Umhüllung des Atriums wird wie beim Uterus von zirkulär und longitudinal verlaufenden mesenchymatischen Faserzellen geliefert (Fig. 29 *m.*).

Die morphologische Bedeutung des „Uterus" und des „Atrium" ist noch nicht völlig klargelegt. Camerano (1888, p. 42) äußert sich hierüber folgendermaßen: „A mio avviso l'atrium di Vejdovský (l'uterus di Villot) è da considerarsi come una dilatazione a mo' di diverticolo laterale dell' ultimo tratto del canal digerente; dilatazione che accoglie le aperture degli ovidotti e quella del receptaculum seminis." Wir haben die Kloake des ♀ schon oben (p. 44) morphologisch abzugrenzen versucht und sie der des ♂ völlig homolog gefunden; wie diese als Penis, dient jene wahrscheinlich als Vagina. Homolog sind demnach ferner die äußeren Mündungen der Samenleiter mit der unpaaren Mündung des Atriums in die Kloake; dagegen entsprechen also die Mündungen der Ovidukte in den Uterus den äußeren Stomata der Spermadukte nicht. Es wird aus diesen Gründen sehr wahrscheinlich, daß der gesamte accessorische Apparat der weiblichen Generationsorgane von Gordius ein Produkt der kaudalen Enden der Genitalröhren selbst ist. Danach sind das Receptaculum seminis sowohl als Uterus und Atrium entstanden zu denken als eine Fortbildung der drüsige Wandungen gewinnenden, zunächst selbständig sich erweiternden, dann median verschmelzenden Endabschnitte der Ovidukte. Besteht diese Deutung zu Recht, so ergibt sich sogleich die vollkommene Homologie im Bau der männlichen und weiblichen Genitalorgane.

B. **Die männlichen Geschlechtsorgane.** Der männliche Geschlechtsapparat von Gordius erscheint bei weitem einfacher gebaut als der weibliche. Bei reifen Tieren findet man nur zwei ungegliederte, langgestreckte, mit Spermien erfüllte Hohlräume (Fig. 24, 25 *s.s.*), die nach Lage und Ausdehnung ziemlich genau den Eiröhren entsprechen und die am Hinterende mit engen Ausführkanälen (*v.d.*) unmittelbar in die Kloake, etwas ventral und seitlich vom Darm, einmünden. Diese Hohlräume wurden von Villot (1891) als „tubes testiculaires", von Vejdovský (1886), der den Ausdruck „Hoden" der eigentlichen Keimzone (s. u.) vorbehielt, sehr glücklich als „Samensäcke" bezeichnet. Schon Meissner (1856, p. 104) betonte, daß diese Säcke nicht nur Lücken im Zellkörper wären, sondern selbständige, wenn auch sehr flache und oft nur einer äußerst dünnen homogenen Membran mit vereinzelt eingestreuten Kernen gleichende Wandungen besäßen. Aehnliches berichtet Montgomery (1903, p. 453) für Paragordius varius; der ganze Samensack sei „lined by a thin epithelium with much flattened and sparsely distributed nuclei". Ich habe ein derartiges Epithel, das den ganzen Samensack auskleidet, nie beobachten können; nur bei einigen Individuen von G. tolosanus hatte es sich, im Anschluß an das Vas deferens, noch eine beträchtliche Strecke weit im kaudalen Abschnitt erhalten. Die Regel scheint aber für beide von mir untersuchte Species zu sein, daß dieses Epithel, ausgenommen am Vorderende des Samensackes (s. u.), zu Grunde geht. Vejdovský (1886) bemerkt hinsichtlich der Begrenzung der Samensäcke: „Die Zellen der Samensackwandungen sind meist schön epithelartig angeordnet und lassen sich als eine Fortsetzung am Mesenterium verfolgen." Die Zellen, die Vejdovský im Auge hat, unterscheiden sich, wie sowohl des genannten Forschers Fig. 96 und 97 als meine Präparate zeigen, in ihrem Habitus durchaus nicht von den übrigen Parenchymzellen und es ist auch nur natürlich, daß die einen Hohlraum begrenzenden Parenchymzellen eine ziemlich regelmäßig schichtartige Anordnung annehmen müssen; um ein Epithel handelt es sich aber nicht. Daß diese zellige Umkleidung des Samensackes nicht einem Keimepithel entspreche, wurde auch von Vejdovský scharf erkannt.

Die ersten genaueren Angaben über den keimproduzierenden Abschnitt der männlichen Organe, den eigentlichen Hoden, von Gordius verdanken wir v. Linstow (1889), der bei jüngeren Larven eine epitheliale Auskleidung des ganzen späteren Samensackes vorfand, das Fortschreiten des Spermabildungsprozesses in

der Richtung von hinten nach vorn konstatierte und der auch das Fehlen des Keimepithels in denjenigen Abschnitten des Samensackes, die flottierende Spermien enthalten, betonte. Die Elemente des Keimepithels bezeichnet er als spindelförmig; er beobachtete ihre Vergrößerung, Teilung und die Umwandlung der Teilstücke in Spermatozoen. Diese Angaben über das Schicksal des Hodenepithels wurden von VEJDOVSKÝ (1894) im wesentlichen bestätigt; er fand dasselbe im vorderen Drittel des Samensackes, das demnach den eigentlichen Hoden darstellt, erhalten und beschrieb ausführlich die Entwickelung der Samenfäden.

Ich glaube, daß eine allgemein geltende Angabe über die Ausdehnung des männlichen Keimepithels nicht gegeben werden kann, daß sich diese vielmehr durchaus nach dem Alter der Larve richtet. Die ursprüngliche Sackgonade muß wohl in toto als Hoden bezeichnet werden (wie es auch MONTGOMERY tut). Die Zellen der Gonadenwand liefern wahrscheinlich ausnahmslos Spermatogonien; eine Sonderung der Keimepithelzellen in ein steriles Gonothel und Samenmutterzellen hat also entweder überhaupt noch nicht stattgefunden, oder das erstere wird bei der Geschlechtsreife aus besonderen Ursachen rückgebildet. Da mir fast nur freilebende Individuen zur Untersuchung vorlagen, so fand ich die Auflösung des Keimepithels meist noch viel weiter gegen das vordere blinde Ende des Samensackes vorgeschritten, als VEJDOVSKÝ angibt. Hier fanden sich meist, neben fast reifen Spermatiden, kompakte Zellmassen (Spermatocyten?); die Wandung wurde von einem sehr niedrigen Epithel gebildet, das weiter kaudalwärts nur noch von wenigen flach der parenchymatösen Wandung angelegten Zellen repräsentiert und bald danach völlig vermißt wurde. Meine Beobachtungen zur Spermatogenese sind so geringfügig, daß ich diesen schwierigen Gegenstand hier lieber ganz übergehe, bis sich mir Gelegenheit bietet, diese Lücke durch die Untersuchung eines größeren Larvenmaterials auszufüllen.

Das fertige Spermatozoon ist durch seine ungewöhnliche Form, die zunächst an die der Ascaridenspermien erinnert, bemerkenswert. Es besitzt einen langgestreckten Kopfteil, der den stabförmigen Spermakern (Fig. 26b *k*), umgeben von einem ansehnlichen Protoplasmamantel, enthält. Der Querschnitt ist kreisförmig. Die hintere, etwa gleich lange Hälfte ist gegen die vordere etwas verbreitert und endet stumpf zugespitzt. Ein beweglicher Schwanzfaden fehlt bei unseren Arten (wogegen Paragordius varius nach MONTGOMERY ein „long, cytolasmatic flagellum“ zukommt).

Dicht hinter dem Kern finden sich nebeneinander zwei durch Eisenhämatoxylin schwärzbare Punkte (Fig. 26a—c), mit denen in Zusammenhang sich gelegentlich eine unscharfe dunkle Linie in den Schwanzteil hinein erstreckt. Oft scheinen sie durch eine unscharf begrenzte dunkle Zone derart miteinander verbunden, daß man sie für das optische Durchschnittsbild eines Ringes halten kann. Je nach dem Grade der Schwärzung läßt sich auch noch in dem Schwanzteil ein unscharf begrenztes rundliches Gebilde sichtbar machen (Fig. 26c). Ueber die Bedeutung des letzteren habe ich keine Vermutung. Der hinter dem Kern sich findende doppeltpunkt- oder ringförmige Körper dürfte wohl nach Form und Lage dem distalen Centrosoma der geschwänzten Spermatosomen entsprechen und würde demnach das „Mittelstück" bezeichnen.

Die Ausführgänge der Samenbehälter fand Meissner (1856) unweit vor der Geschlechtsöffnung zu einem unpaaren Vas deferens vereinigt. Grenacher (1868) gab eine gute Abbildung von zwei getrennnt in die Kloake mündenden Samenleitern. Diese entstehen nach Vejdovský (1886) aus den Wandungen der Samensäcke als enge Kanäle und münden nach kurzem Verlauf in die Kloake. Die Beziehungen dieses unzweifelhaft epithelialen Rohres zu den parenchymatösen Wänden des Samensackes blieben jedoch undeutlich. Man kann aber an günstigen Schnitten beobachten, daß der Samenleiter ein dem Parenchym und damit der Wand des Samensackes gegenüber völlig selbständiges Gebilde ist (Fig. 25a *v.d.'*). Oft ragt er mit seinem inneren Stoma, daß sich in diesem Falle trichterförmig erweitert zeigt, ein kurzes Stück weit frei in das Lumen des Samensackes hinein (Gordius aquaticus). Ich habe hierdurch den Eindruck gewonnen, daß dieser epitheliale Samenleiter der Rest des, wie eben gezeigt, ursprünglich wahrscheinlich in größerer Erstreckung vorhandenen männlichen Gonadenrohres sein muß. Daß dieser Rest bald mehr, bald weniger ansehnlich erhalten ist, liegt im Wesen des oben erörterten Prozesses, der zur Auflösung des männlichen Gonothels führt. Der Samenleiter wäre also völlig homolog dem weiblichen Gonodukt: das verjüngte kaudale Ende des epithelialen Genitalrohres. Weniger leicht ist es sich zu überzeugen, daß auch der trichterförmige Rest des männlichen Genitalrohres Flimmerepithel trägt. Unter den sehr zahlreichen Schnittserien durch die entsprechende Region sind nur wenige Präparate, welche das freie trichterförmige Ende des Gonoduktes deutlich zeigen und etwas von dem Cilienbesatz erkennen lassen. Trotzdem glaube ich an dem geschilderten Verhalten nicht

zweifeln zu dürfen. — Die Wandung des kurzen und engen Spermaduktes besteht aus hohen, sehr schmalen Cylinderzellen, an denen ich Spuren sekretorischer Tätigkeit (Paragordius, MONTGOMERY) nicht wahrnahm. Auf die epitheliale Wand folgt nach außen eine dicke, aus kleinen, spindelförmigen Fasern gebildete zirkuläre Muskelschicht.

Bei einigen Individuen von Gordius tolosanus ♂ zeigten sich die kaudalen Oeffnungen der Spermadukte einander bis zur Verschmelzung genähert, (ohne daß ich indessen ein so langes unpaares Vas deferens gefunden hätte, wie es MEISSNER (1856, Fig. 21) zeichnet). Bei dieser Art scheint auch gelegentlich das Epithel des inneren Stoma weniger abrupt zu endigen, sondern sich noch eine geraume Strecke, der Wand des Samensackes eng angeschlossen, in diesen fortzusetzen.

Ueber die Verrichtungen der Kloake als Begattungsorgan s. o. p. 43.

Zur morphologischen Deutung der Körperhöhlen.

Eine besonders noch zu beleuchtende Schwierigkeit in der Morphologie der Gordiiden bietet die Frage, ob man ihnen eine echte sekundäre Leibeshöhle zuschreiben dürfe oder nicht. VEJDOVSKÝ kommt in seinen Arbeiten zu einer bejahenden Beantwortung dieser Frage. Die Zulässigkeit seiner Anschauung wird jedoch von ZIEGLER (1898) in Zweifel gezogen. Bevor wir unsere eigene Auffassung entwickeln, müssen wir demnach noch den hierher gehörenden Literaturangaben, besonders den Ausführungen VEJDOVSKÝs unsere Aufmerksamkeit zuwenden.

Nach VILLOT (1887 etc.) existiert bei Embryonen von Gordius „une véritable cavité du corps (Blastocoele)“, die später durch die Entwickelung der mesodermalen Gewebe völlig verdrängt wird. Der Periintestinalraum (Darmsinus) ist eine sekundäre, durch Resorption des Parenchyms entstandene Bildung. Eine Anordnung der mesodermalen Elemente zu epithelialen Blättern (Peritonealmembran, Mesenterien) wird bestritten.

v. LINSTOW (1889, p. 257) erklärt ohne nähere Begründung den Darmsinus für eine „Leibeshöhle“.

Eine gründliche Untersuchung hat nur VEJDOVSKÝ (1894) der Leibeshöhlenfrage bei Gordius, gewidmet und wir müssen seinen Gedankengang hier ausführlicher rekapitulieren.

Als erstes bekanntes ontogenetisches Stadium des Mesoblasts

fand er, „zwei Zellschichten, welche ... sich unterhalb der Hypodermis erstrecken, ... Bei den erwachsenen Gordien entsteht aus der einen Zellenlage die Längsmuskelschicht, die andere wird noch heute von den meisten Autoren als ‚Parenchym‘ oder ‚Zellgewebe‘ bezeichnet, während ich sie schon vor Jahren als echtes, die Leibeshöhle auskleidendes Peritoneum bezeichnet habe“ (l. c. p. 663). Die Leibeshöhle selbst demonstriert VEJDOVSKÝ zuerst an seiner Fig. 79, einem Querschnitt durch die Mitte eines jungen Exemplares von Gordius pustulosus ♂; dieser zeigt dorsal einen weiten unpaaren, ventral einen kleineren Hohlraum, in dem der Darm verläuft [1]); diese Räume sind gegeneinander sowie gegen die Muskelschicht durch einschichtig aber unregelmäßig angeordnete flache Zellen, die „somatische Peritoneallamelle“, begrenzt, von denen der Autor selbst sagen muß, „daß sie eher als eine die Muskelschicht bedeckende Bindegewebsschicht erscheinen“ (p. 670). Ein splanchnisches Peritonealblatt fehlt vollkommen, dagegen wird die horizontale Lamelle, die beide Hohlräume scheidet und den Darm dorsal tangiert, befremdenderweise, aber mit dem Hinweis auf das Fehlen der Geschlechtsorgane, als Mesenterium gedeutet. Auf diese Grundlage, die Bekleidung der Innenfläche der Muskelschicht mit einer Gewebsschicht von höchst zweifelhaftem epithelialen Charakter, baut VEJDOVSKÝ seine Folgerung, „daß man es bei Gordiiden mit der echten Leibeshöhle zu tun hat, auch wenn kein Darmperitoneum vorhanden ist, daß somit die epitheliale Bedeckung der Muskelschicht ursprünglicher ist als die Zellen, welche in gewissen Körperregionen und zu gewissen Zeiten als das sogen. Parenchym oder das Zellgewebe die Leibeshöhle erfüllen“ (p. 671). Ich kann aber der Beschreibung nichts anderes entnehmen, als daß die Zellen des primären Mesoblasts, soweit sie nicht zu Längsmuskelzellen umgewandelt sind, anfangs spärlich sind und dann bei Lagerung in dünnen Schichten gelegentlich (wie VEJDOVSKÝ es von der vorderen Körpergegend desselben Stadiums berichtet) epithelähnliche Anordnungen annehmen können. Außerdem: eine epitheliale Cölomanlage ohne splanchnisches Blatt ist doch theoretisch ganz undenkbar.

---

1) Warum VEJDOVSKÝ die „Periintestinalhöhle“ wenig älterer Stadien, die doch augenscheinlich auf diesen Raum zurückgeht, „nach allen Gestaltsverhältnissen“ als primäre Leibeshöhle bezeichnet, scheint unverständlich. Sie verdiente den Titel einer echten Leibeshöhle mindestens mit demselben Rechte wie der Rückenkanal.

Willkürlich ist es auch, wenn Vejdovský am äußersten Vorderende, wo der „Zellkörper“ schon bei den jungen Stadien als eine kompakte Masse auftritt, und wo auch die Muskelschicht von gleichwertigen „Parenchym“-Zellen vertreten wird, diejenigen mesoblastischen Zellen, die unmittelbar den Oesophagus umlagern, als „splanchnisches Peritoneum“ bezeichnet. Dabei scheint mir nichts gewonnen, wenn man hier sowohl, wie am Hinterende, wo auch schon auf den frühesten Stadien die Leibeshöhle durch das kompakte Parenchym verdrängt ist, also der epitheliale Charakter des Peritonealgewebes fehlt, diesen Umstand auf die Tätigkeit von Lymphoidzellen zurückführt. Daß den Mesoblastzellen, besonders den embryonalen, amöboide Beweglichkeit zukommt, scheint sehr plausibel, aber gerade dieser Umstand zwingt uns, die epitheliale Natur der Cölombegrenzung in Zweifel zu ziehen, womit wir uns dann der allerdings nicht eben präzis formulierten, im Prinzip wohl nicht ganz verfehlten, von Vejdovský aber etwas zu sehr unterschätzten Ansicht Villots um ein Stück nähern würden.

Ist nun bei diesen Stadien die Existenz des splanchnischen Peritoneums im größten Teil des Körpers überhaupt nicht nachzuweisen und auch im vordersten Abschnitt mindestens zweifelhaft, so überrascht es uns, auf p. 674 zu lesen, daß bei jungen Weibchen „das splanchnische Peritoneum durch die mächtig wuchernden Eierstöcke an das somatische Blatt verdrängt wird, so daß die eigentliche Leibeshöhle ganz verschwindet und man leicht zu der Ansicht verführt werden kann, daß das somatische Peritoneum aus zwei Zellschichten gebildet wird“. Woher also jetzt das splanchnische Peritoneum? Hier findet sich offenbar ein Sprung im Gedankengang wie in der Beobachtungsreihe. Denn Fig. 96 und 97 zeigen in der Tat das auffallende Bild, daß die paarige Leibeshöhle von einem äußeren und einem inneren Blatte epithelähnlicher Zellen begrenzt wird, ein Bild, das bis zu einem gewissen Grade an das spaltförmige Auftreten der Leibeshöhle in den Mesodermstreifen der Anneliden erinnert. Daß ein solcher Zustand vorübergehend auch beim ♂ auftritt, ist gewiß interessant, ich kann diesem Hohlraum jedoch keine andere Rolle einräumen, als dem der Ovarialsinus beim ♀, und seiner ziemlich unregelmäßigen zelligen Umgrenzung ebensowenig den Wert eines echten Peritonealepithels beimessen. Echt epitheliale Gebilde entstehen, allen histologisch-embryologischen Erfahrungen nach, stets nur in Kontinuität mit anderen epithelialen Anlagen durch Faltung, Ausstülpung u. dgl. Diese Entstehungsweise muß

demnach unzweifelhaft auch den wahren Epithelien der Körperhöhlen zukommen. Es sei noch bemerkt, daß Vejdovský für die anfängliche Existenz des der Leibeshöhle des ♂ (Fig. 96 *lh*) entsprechenden Raumes beim ♀ und seine nachträgliche Verdrängung durch die eng sich aufeinander lagernden „Peritoneallamellen" keinen direkten Beweis erbracht hat; ich möchte dagegen den der männlichen Leibeshöhle homologen Raum beim ♀ in den Ovarialsinus erkennen, die Vejdovský selbst früher als Leibeshöhle in Anspruch nahm (1886).

Wenn Vejdovský die von ihm auf Fig. 96, 97 (*lh*), 14 (*c*) und 79 abgebildeten Hohlräume als echte Leibeshöhle bezeichnet, so dachte er dabei sicherlich an eine Vergleichbarkeit mit der sogen. sekundären Leibeshöhle der Anneliden und anderer Deuterocölier. Daß ihnen diese Aehnlichkeit in der Tat teilweise zukommt, werden wir weiter unten sehen, aber doch eigentlich nur auf Kosten der Existenz der sekundären Leibeshöhle bei den Anneliden selbst.

Problematisch bleibt aber überhaupt die Existenz des Hohlraumes zwischen den mutmaßlichen Peritonealblättern des ♀. An erwachsenen Exemplaren läßt sich übrigens absolut nichts davon erkennen, daß an der betreffenden Stelle zwei ursprünglich gesonderte Zellschichten vorhanden gewesen seien. Die Begrenzung des Ovarialsinus gegen die Muskulatur ist da, wo die Ovarien klein sind, mehrschichtig, bei deren voller Entwickelung aber einschichtig, wie auch Vejdovský angibt (p. 696), ein Spaltraum an letzterer Stelle also auch nicht einmal theoretisch denkbar; Vejdovský glaubt, daß es sich bei diesen Stadien um eine Degeneration des splanchnischen Peritoneums handle, das nur noch durch vereinzelte Lymphoidzellen repräsentiert würde.

Ueber die Berechtigung der Vejdovskýschen Deutung hat sich schon Ziegler (1898, p. 22) ziemlich skeptisch geäußert, ohne indessen seine abweichenden Ansichten näher zu begründen. Montgomery (1903) hat sich auf eine kritische Erörterung der Cölomfrage nicht eingelassen. Er unterscheidet bei Paragordius ein Paar „lateral body cavities", „the medio-dorsal" und „the medio-ventral cavity", deren Homologa bei unserer Form sogleich zu erkennen sind. Eine Beziehung dieses Leibeshöhlensystems zu dem der Nematoden und Anneliden wird gleichermaßen zurückgewiesen.

Indem ich meine Beobachtungen über das Verhalten der

Körperhohlräume von Gordius zusammenfasse, komme ich zu folgenden Sätzen:

1) Gordius besitzt im weiblichen Geschlecht ein typisches Gonocöl von epithelialem Charakter (das man im Sinne gewisser Theoretiker als „sekundäres Cölom“ bezeichnen kann).

2) Alle übrigen Körperhöhlen — die Samensäcke des ♂, der Darm- und die Ovarialsinus, der Rückenkanal, — sind ihrem histologischen (und ontogenetischen) Verhalten nach Proto- oder Schizocölräume, sei es nun, daß man sie direkt vom Blastocöl[1]) oder (nach Villot) indirekt durch Regression des primären mesoblastischen Gewebes (Parenchym + Muskulatur) ableiten will.

II. Vergleichender Abschnitt.

Im nachfolgenden Abschnitt sollen der Reihe nach die Organsysteme von Gordius mit den funktionell gleichwertigen anderer Tiergruppen verglichen werden; es soll untersucht werden, inwieweit sich wahre Homologien zwischen denselben aufdecken lassen. Diese, im phylogenetischen Sinne aufgefaßt, geben uns ein zuverlässiges Mittel an die Hand, die natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen unserer Würmer, ihre Stellung im System, genauer zu bestimmen.

Unser Verfahren bedarf noch eines Wortes der Rechtfertigung. Das Wissen über die Stammesgeschichte eines Tieres stammt bekanntlich vorwiegend aus drei Quellen: der Paläontologie, der vergleichenden Anatomie und der Embryologie. Die erste und die letzte können für uns hier kaum in Betracht kommen; die vergleichend-anatomische Untersuchung von Gordius hat ihrerseits bis jetzt zu keinem sicheren phylogenetischen Resultat geführt und neben allgemeinen Aehnlichkeiten hier scheinbar unüberbrückbare Gegensätze dort aufgezeigt. Wenn wir es nun, trotz der Resignation namhafter Forscher dieser Methode gegenüber, unternehmen, die Frage nach der Blutsverwandtschaft der Gordiiden von neuem aufzurollen, so ermutigt uns hierzu zweierlei: einerseits konnten wir hinsichtlich des Nervensystems und der Leibeshöhle einige neue Tatsachen beschreiben, die vielleicht für neue Vergleiche eine günstige Basis darbieten; andererseits glaube ich, daß

1) Nach der Vejdovskýschen Darstellung scheint mir diese Möglichkeit nicht ausgeschlossen.

sich durch ausführliche Heranziehung des histologischen Details einige Vorteile gewinnen lassen. Die phylogenetische Morphologie hat sich stets vorwiegend an organologische Befunde gehalten; sicherlich werden diese auch immer den Ausgangspunkt für alle einschlägigen Erwägungen zu bieten haben. Nun ist aber jedem Histologen bekannt, daß nicht nur die relativen Lagebeziehungen der Organe für eine gewisse natürliche Tiergruppe konstant sind, sondern daß auch im feineren Bau derselben gewisse Strukturverhältnisse mit größter Regelmäßigkeit auftreten. Gewisse Zellformen, gewisse Gewebsmodifikationen sind den einzelnen Phylen mehr oder weniger ausschließlich eigentümlich, so daß sie sehr wohl als Kennzeichen der verwandtschaftlichen Zusammengehörigkeit ihrer Glieder benutzt werden können. Diese Kennzeichen können selbstverständlich nur zur Abgrenzung größerer Bezirke Wert haben, denn ihr Wesentliches liegt gerade darin, daß sie viel weniger als alle äußeren Merkmale, auch weniger als der relative Ausbildungsgrad und die wechselseitigen Lageverhältnisse der Organe durch die züchtenden Einflüsse der Außenwelt abgeändert werden. Der histologische Typus gibt in Zweifelsfällen phylogenetischer Zusammenordnung ein sichereres Kriterium ab als der organologische (architektonische), da er aus der Prüfung der Elementarteile — der Bausteine und des Prinzips ihrer Verbindung — resultiert, während dieser auf die Vergleichung der bald bei gleichem Konstruktionsprinzip höchst mannigfaltigen, bald andererseits aus verschiedenem Material sehr ähnlich zu errichtenden Bauwerke gegründet ist. Die Histologie wird demnach phylogenetische Beziehungen auch da noch nachweisen können, wo beträchtliche organologische Divergenzen vorliegen oder wo jene aus irgend einem anderen Grunde undeutlich sind; sie wird hingegen phylogenetische Fäden, die nur auf Grund äußerer Merkmale und grob-anatomischer Befunde geknüpft sind, zerstören müssen, wenn sie die Elementarbestandteile der verglichenen organischen Bauten durchaus unähnlich findet.

Durch diese Ueberlegung motivieren sich die folgenden Betrachtungen, welche vornehmlich auf die feineren Strukturen im Bau der mit Gordius zu vergleichenden Tiere Bezug nehmen. Als solche berücksichtigen wir hauptsächlich die Nematoden und die Anneliden, sowie deren hypothetische Voreltern, insbesondere die Plathelminthen.

An dieser Stelle muß zunächst der Meinungen derjenigen Forscher, die über die systematische Stellung und die verwandt-

schaftlichen Beziehungen von Gordius sich geäußert haben, gebührend gedacht werden.

Wir beginnen diese Reihe schicklich mit Cuvier; denn Linné[1] hat in seiner 1. Ordnung der Vermes („Intestina") so heterogene Formen (Lumbricus, Ascaris, Fasciola, Myxine, Teredo etc.) mit Gordius zusammengestellt, daß seine Anordnung hier nicht ernstlich in Frage kommen kann. Die Ansicht Cuviers[2]) ist insofern interessant, als danach der Gattung Gordius vorbehaltlich gewisse Beziehungen zu den Ringelwürmern eingeräumt werden; dabei ist zu betonen, daß schon Cuvier die letzteren scharf von den übrigen Würmern („Intestina") getrennt und als erste Klasse dem Reiche der Gliedertiere einverleibt hatte. Cuvier begründete seine Ansicht mit dem Auftreten schwacher, allein die Gelenke andeutender Querfalten bei Gordius und mit der Ausbildung des Nervensystems in Form eines „knotigen Stranges"; sie beruht also zum Teil auf einer ganz zufälligen Erscheinung, zum Teil auf Irrtum.

Hier mag sich dann sogleich das Urteil des größten modernen Systematikers, Haeckels[3]), anschließen. Dieser stellt die „Ascarideen" und die „Gordiaceen" als Subklassen der Nematoden nebeneinander. Den Gordiaceen schreibt er, hauptsächlich in Bezug auf Form und Ursprung der Gonaden, die primitiveren Bauverhältnisse zu. Für das ganze Kladom der Strongylarien, zu welchem er außer den Nematoden noch die Echinocephalen, Acanthocephalen und Chätognathen zählt, bestreitet er allerdings die Verwandtschaftsbeziehungen zu den Anneliden, und das, wie wir glauben, mit alleiniger Ausnahme der Gordiaceen, mit vollem Recht.

Die sehr wichtigen Organisationsdifferenzen zwischen den „Ascarideen" oder typischen Nematoden und den Gordiaceen waren schon den älteren Forschern, besonders seit Meissner, hinreichend bekannt, und sicherlich ist der Gewohnheit und der Verlegenheit um eine bessere als die altbestehende Unterbringung ein guter Teil der Schuld beizumessen, daß die „Saitenwürmer" bis heute noch immer als Nematoden mitgeschleppt werden. So betonte Villot in seinen Arbeiten, daß die Gordiiden

---

1) Caroli Linnaei Systema Naturae, Ed. X, 1758. Wiederabdruck der Deutsch. Zool. Ges., Leipzig 1894, p. 647.

2) Das Tierreich, übers. von Voigt, Bd. IV, 1836, p. 61.

3) Systematische Phylogenie, Bd. II, 1896, p. 300.

in ihrer Organisation mindestens ebensosehr von den Nematoden abwichen wie etwa die Acanthocephalen, und BRANDES (1899) suchte für die zahlreichen als Nemathelminthen zusammengefaßten Wurmtypen die Unnatürlichkeit ihrer Vereinigung auf Grund des Nervensystems nachzuweisen.

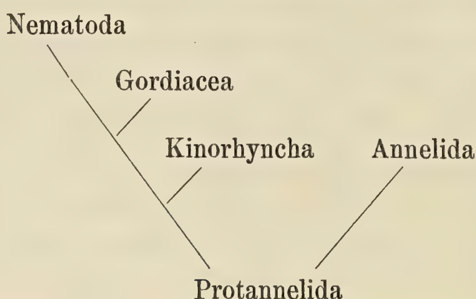
Diejenigen Forscher, die noch heute an der Nematodenzugehörigkeit des Gordius festhalten, sind wohl alle mehr oder weniger beeinflußt durch die Aehnlichkeit seiner Lebensverhältnisse mit denen von Mermis. Daß diese sowohl, wie auch die Darmrückbildung bei Mermis bloße Konvergenzerscheinungen sind, braucht kaum weiter bewiesen zu werden, da man längst weiß, daß Mermis sonst in keinem wesentlichen Punkte eine echte Nematodennatur verleugnet, zu der Gordius auch nicht die geringsten Beziehungen hat, wenn man sich nicht durch eine ganz oberflächliche Bewertung der äußeren Körperform irreführen läßt. Aus demselben Grunde ist auch der Versuch von WARD[1]) und CAMERANO (1898), Beziehungen zwischen Gordius und Nectonema zu konstruieren, durchaus zu verwerfen. Denn wennschon unsere Kenntnisse der Anatomie von Nectonema noch recht unvollkommene sind, so genügen sie doch, wie schon BÜRGER[2]) dartat, um dieser Form mit Sicherheit ihren Platz unter den Nematoden anweisen zu können. In Anbetracht dessen beweist das Fehlen der Seitenlinien und die terminale Ausmündung auch der weiblichen Geschlechtsgänge für die Verwandtschaft mit Gordius gar nichts. Sehr konservativ beharrt auch v. LINSTOW bei der Zugehörigkeit von Gordius zu den Nemathelminthen, indem er ihn (1897) mit Trichocephalus, Mermis, Echinorhynchus u. a. in einer Gruppe „Pleuromyarier“ zusammentut.

Es würde zu weit führen, die Ansichten aller derjenigen Forscher im einzelnen kritisch durchzugehen, die sich begnügten, zwar einerseits gewisse morphologische Aehnlichkeiten mit den Nematoden, andererseits mit Anneliden oder anderen Vermalien zu konstatieren, ohne darum die Gordiiden in eine dieser Gruppen einzubeziehen, die sie vielmehr, als eigene Ordnung von zur Zeit unbekannter stammesgeschichtlicher Herkunft, in einer ganz isolierten Stellung ließen. In solchem Sinne sprachen sich

1) On Nectonema agile VERR. Bulletin of the Museum of comp. Zool., Vol XXIII, 1892.

2) Zur Kenntnis von Nectonema agile VERR. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. IV, 1891.

aus v. SIEBOLD[1]), VILLOT, GRENACHER (1868), VEJDOVSKÝ (1894), TRETIAKOW (1901), MONTGOMERY (1903); über diesen Standpunkt sind also auch die neuesten Bearbeiter der Frage nicht hinweggekommen, so daß man ihn wohl als den gegenwärtig maßgebenden bezeichnen darf. Denn auch diejenigen Aeußerungen, die sich auf die Beziehungen zwischen Gordius und den Anneliden richten, sind weder zahlreicher noch schwerwiegender als die gegenteiligen; es sei aber VEJDOVSKÝ erwähnt, der 1888 von Gordius als einem „degenerierten Anneliden" sprach, und CAMERANO, der gleichzeitig (Rech. sur l'anatomie et l'histologie des Gordiens, Arch. Ital. de Biol., T. IX) folgenden (bezüglich der Nematoden allerdings sehr anfechtbaren) Stammbaum aufstellte:



Epidermis. Der Besitz eines einschichtigen äußeren Epithels scheint im Tierreiche die größte Verbreitung zu haben. Doch gerade die Nematoden nehmen in dieser Hinsicht eine bemerkenswerte Sonderstellung ein, insofern als die Subcuticula entweder syncytialen Charakter zeigt, oder bis auf 2—3 zellige Längswülste ganz verdrängt wird; zudem wird diesen subcuticularen Geweben von einigen Autoren eine mesodermale Abkunft zugeschrieben. Bei den Anneliden andererseits finden wir in der Epidermis ein sehr charakteristisches Strukturelement in Form starrer, senkrecht gegen die Oberfläche gerichteter Stützfibrillen[2]), das „Subcuticularfasergewebe" ROHDES. In der Fähigkeit zur Ausbildung solcher fibrillärer Differenzierungen zeigt Gordius volle Uebereinstimmung mit den Chätopoden.

1) Helmintholog. Beitr. IV. Arch. f. Naturgesch., Bd. IV, 1838.

2) Ueber Beschaffenheit und Verbreitung derselben bei Chätopoden vgl. JOSEPH, Untersuchungen über die Stützsubstanzen des Nervensystems etc. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. XIII, 1902.

Cuticula. Wenn es befremden sollte, daß ich ein teils scheinbar so einförmig fast allen Tierklassen zukommendes, andererseits aber dem Einflusse äußerer Faktoren so unmittelbar unterworfenes Gebilde, wie die „Cuticula“, im Rahmen dieser vergleichenden, d. h. auf die Aufstellung gewisser natürlicher Verwandtschaftsbeziehungen hinzielenden, Betrachtungen überhaupt berücksichtige, so mag die nachfolgende kurze Uebersicht zeigen, daß für sämtliche Chätopoden (und Archianneliden) und die ihnen stammverwandten Arthropoden und Mollusken ein besonderer, sowohl morphologisch durch die Struktur als physiologisch durch den besonderen Modus der mechanischen Beanspruchung wohl gekennzeichneter Typus der Cuticula besteht und daß die äußerste Hautschicht von Gordius unzweifelhaft diesem Typus angehört. Wenn der nachfolgende Versuch zur Begründung dieser Behauptung zu dürftig erscheinen sollte, so wolle man mir zu gute halten, daß unsere Kenntnisse vom feineren Bau der Cuticularsubstanzen noch recht unvollkommene und wenig gesicherte sind, so daß ich mich auch im Hinblick auf die Anneliden vielfach nur auf subjektive Beobachtungen stützen kann (über die ich gelegentlich in einer speziell diesem Gegenstand gewidmeten Studie zu berichten gedenke).

Die übereinstimmenden Merkmale der Chätopoden-, resp. Archiannelidencuticula lassen sich kurz folgendermaßen zusammenfassen:

1) Die äußere Hautdecke besteht, abgesehen von den kernhaltigen Epidermiszellen, aus zwei cuticularen Schichten, von welchen die äußere (auswärts von einer Basalkörnerreihe gelegene), extracelluläre, einem Ciliensaum homolog zu erachten ist, wogegen die innere, intracelluläre als ein Umwandlungsprodukt (sogen. „innere Abscheidung“) des pheripheren Teiles der Epidermiszellen zu gelten hat. Nie geht auch der kernhaltige Teil der Zelle in die Bildung der Cuticularsubstanz ein.

2) Die intracelluläre Cuticula besteht aus mehr oder weniger zahlreichen Lagen paralleler, den Umfang des Wurmkörpers spiralig umlaufender Fasern; je zwei aufeinander folgende Lagen wechseln in der Richtung miteinander ab, so daß im Flächenbilde gekreuzte Liniensysteme erscheinen.

3) Diese „apoplasmatischen“ Fasern werden in radiärer Richtung durch plasmatische Fibrillenzüge verbunden, die sich in die Stützfibrillen der Epidermis fortsetzen, in ihrer regelmäßigen An-

ordnung innerhalb der Cuticula aber durch den Verlauf der Fasern bedingt sind. Diese Struktur entwickelt sich auf der Grundlage eines in drei aufeinander senkrechten Ebenen ausgebildeten protoplasmatischen Wabengerüstes.

4) Die mechanische Aufgabe der Annelidencuticula ist vornehmlich die einer elastischen Stütze (analog etwa den Chordascheiden); ihre Elemente (Fasern) entsprechen daher nach Form und Anordnung hauptsächlich den Anforderungen hinsichtlich der Zugfestigkeit.

Diese Punkte stellen die Möglichkeiten dar, in deren Grenzen sich die Ausbildung cuticularer Organe bei den Anneliden bewegt. Ohne deren Bestimmtheit zu gefährden, kann gelegentlich der eine oder andere Charakter ausfallen. So konnte ich mich an der dünnen Cuticula von Lumbricus von dem Vorhandensein eines homogenen Außensaumes nicht überzeugen, finde auch in der Literatur keine Angaben darüber. Hirudo andererseits scheint der intracellulären Cuticula zu entbehren; nach C. Schneider (Lehrbuch, p. 429) findet man unter der Cuticula „eine feine schwarze Punktreihe (äußere Körner), von welcher Fäden abwärts verlaufen, die sämtlich in den aufsteigenden Zellteil eindringen und hier zur abgerundeten Basis an besonders günstigen Präparaten, wenn auch undeutlich, zu verfolgen sind.“ Des umständlichen Nachweises der Verbreitung des unter 2) genannten Befundes bei Anneliden darf ich mich um so eher für enthoben erachten, als Eisig in seiner bekannten Monographie der Capitelliden eine Fülle von literarischen Belegen zusammengestellt hat (p. 318 ff.). Für Polygordius ist die Zusammensetzung der Cuticula aus gekreuzten Fasern durch Fraipont [1]) bestätigt. Ich selbst untersuchte Polygordius, Eunice, Euphrosyne und einige andere Polychäten auf die Cuticularstruktur und fand sie in allen wesentlichen Punkten nach dem oben entworfenen Schema gebaut. Daß dieses in vollem Umfange auch für Gordius gilt, ergibt sich ohne weiteres aus den im speziellen Teil aufgezählten Befunden. — Wenn bei Nematoden [2]) gekreuzte Faserlagen gefunden werden, ist ihre Zahl auf 2—3 und ihre Lage nur auf eine gewisse Schicht der Cuticula beschränkt.

---

1) Le genre Polygordius. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Bd. XXIV, 1887.

2) van Bömmel, Arb. a. d. Zool. Inst. Würzburg, Bd. X, 1895; L. Camerano, Atti della R. Accad. delle Scienze di Torino, Vol. XXIV, 1889.

Die wesentlichsten Züge dieses Typus — nämlich die meist gleichzeitige Beteiligung intra- und extracellulärer Elemente am Aufbau der Cuticula und die Ablagerung der das intracytäre Cuticularskelett bildenden Substanz auf der Grundlage eines in drei senkrechten Ebenen sich ausbreitenden protoplasmatischen Wabenwerkes — erhalten sich nicht nur bei allen Articulaten, sondern auch bei den mit ihnen wurzelverwandten Mollusken. Auch hier ist unser Wissen über das feinere Detail noch beschränkt. Auf Leydigs Verdienst um die Förderung der Frage wurde schon oben (p. 11) hingewiesen. Die Tatsache der Umwandlung peripheren Zellplasmas in Cuticularsubstanz ist dann unter anderem von Tullberg[1]) für Muschel- und Gastropodenschalen, von demselben und von Bütschli[2]) für den Krebspanzer, von Holmgren[3]) für Insekten nachgewiesen werden. Dieser letztere Autor zeigte andererseits für die Insekten die Vergleichbarkeit gewisser Cuticulae mit Ciliensäumen und ihre homologen Beziehungen zur Epithelzelle.

Ueber die morphologischen Beziehungen der Nematodencuticula zum Epithel darf man sich vorerst nur mit Vorbehalt aussprechen. Das völlige Schwinden der „zelligen Matrix" auf einem Teil des Leibesschlauches bezw. möglicherweise ihr Ersatz durch ein sekundäres (mesodermales) Subcuticulargewebe[4]) in vielen Fällen, lassen vermuten, daß auch hier Zellteile in die Bildung der Cuticularsubstanz eingegangen sind, daß aber im übrigen diese Würmer, in diesem wie in vielen anderen Punkten, eigenartige, von den Gordiiden wie von den Anneliden gleich unabhängige Wege gewandelt sind.

Auch bei den parasitischen Platoden ist das Verhältnis der Cuticula zur Matrix noch keineswegs endgültig aufgeklärt. Die von Bütschli[5]) abgebildete schöne Wabenstruktur in der Cuticula von Distomum hepaticum beweist jedoch, daß auch

1) Studien über den Bau u. das Wachstum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen, Stockholm 1882.

2) Untersuchungen über Strukturen, insbesondere über Strukturen nichtzelliger Erzeugnisse des Organismus etc., Leipzig 1899.

3) Ueber das Verhalten des Chitins und Epithels zu den unterliegenden Gewebsarten bei Insekten. Anat. Anz., Bd. XX, 1902.

4) Vgl. zur Strassen, Bradynema rigidum. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LIV.

5) Untersuchungen über mikroskop. Schäume u. das Protoplasma, 1892, Taf. VI, Fig. 1.

hier die äußere Hautdecke kein homogenes „Sekret“ der (versenkten) mutmaßlichen Matrixzellen sein kann, sondern durch die chemische Umwandlung wabig gebauten Protoplasmas erzeugt sein muß [1]). Jedoch zeigt dieses Wabengerüst weder die für die Articulaten typische Orientierung, noch ist über die Beteiligung extracytärer Elemente an der Cuticula etwas bekannt, noch endlich ist, wie es den mechanischen Anforderungen bei den Anneliden entspricht, die Cuticularsubstanz in Form sich kreuzender Faserlagen ausgebildet.

Nervensystem. Die Versuche, Beziehungen zwischen dem Bauplan der nervösen Apparate der Gordiiden und denen anderer Wurmtypen aufzudecken, haben bisher zu wenig positiven Resultaten geführt. Sehen wir von flüchtigen Andeutungen Villots ab, so treffen wir beachtenswerte Angaben erst bei Camerano (1888, p. 248), der auf die Formverwandtschaft des Nervensystems von Gordius mit dem der Archianneliden (Polygordius) hinwies — eine Tatsache, die neuerdings von Brandes (1899, p. 24) wieder entdeckt wurde. — Vejdovský (1894) verglich den hypodermalen Längsnerven von Gordius dem „Neurochord“ der Oligochäten; er wies auch auf die Möglichkeit hin, daß der Bauchstrang von Gordius wegen seines unpaarigen Baues [2])

1) Bütschli hat für die Entstehung der Wabenstruktur in tierischen Cuticulae etc. später eine andere Deutung gegeben: „Vielmehr läßt sich die Entstehung der fraglichen Strukturen ebensowohl oder meiner Ansicht nach noch besser und ungezwungener begreifen, unter der Voraussetzung, daß das Plasma nur eine Lösung des membranbildenden Stoffes hervorbringt, welche dann an der Oberfläche des Plasmas (resp. auch gelegentlich in dessen Innerm), in Berührung mit dem umgebenden Medium gerinnt oder ausgefällt wird, eventuell auch einfach wegen Uebersättigung zur Ausscheidung des Gelösten kommt“ (Vorläuf. Bericht über fortgesetzte Untersuchungen an Gerinnungsschäumen etc., Heidelberg 1894, p. 58). Da jedoch für viele Tiere eine Umwandlung von Plasma in Cuticularsubstanz direkt erwiesen ist, so glauben wir diesen Befund als die Regel auch für diejenigen Fälle, in denen der entwickelungsgeschichtliche Nachweis noch aussteht, das Ergebnis aber ein sehr ähnliches ist, betrachten zu dürfen.

2) Diesem Argument kann ich kein großes Gewicht beilegen; denn auch bei zahlreichen Anneliden (Polygordius, Nereïs, Lumbricus u. a.) finden wir, daß die Faserstränge in der Dreizahl ausgebildet sind. Wo sich eine Sonderung der Ganglien und Konnektive in zwei symmetrische Hälften schärfer ausgesprochen findet, können wir die Erklärung hierfür wohl in der zunehmenden Komplikation der lokomotorischen Koordinationen (besonders bei

homolog einer (symmetrischen) Hälfte des Annelidenbauchmarkes sei, ließ es aber dahingestellt, ob „der ganze Bauchstrang von Gordius nur einem Ganglion oder der ganzen Ganglienkette der Annulaten und Arthropoden entspricht". Auf dieser Basis konnten die phylogenetischen Beziehungen der nervösen Zentralorgane von Gordius natürlich nicht schärfer definiert werden; insbesondere erwies sich der vermeintliche Mangel des Cerebralganglions bei Gordius als ein Stein des Anstoßes für alle weitergehenden Kombinationsversuche. So kommt auch Montgomery (1903, p. 460) bezüglich des Nervensystems zu dem Schluß: „and in general it may be considered unique, and not referable to that of Annelida or Nematoda."

Da nun aber festgestellt ist, daß ein Cerebralganglion bei Gordius unzweifelhaft existiert, wenn auch in einer so primitiven Form, wie sie dem histologischen Charakter dieses Wurmes nur entspricht, so haben wir die Hauptschwierigkeit beiseite geräumt, die sich vordem einer Annäherung an die Anneliden widersetzte. Die wichtigsten Gründe für die Homologie des Cerebralganglions der letzteren mit dem von Gordius mußten schon im beschreibenden Abschnitt dargelegt werden. Sieht man von den Bereicherungen ab, die das Gehirn der Anneliden durch die Erwerbung höherer Sinneswerkzeuge (Tentakel, Augen) erfährt, so leuchtet die prinzipielle Gleichartigkeit beider Bildungen ohne Schwierigkeit ein. Ebenso bedürfen die grundsätzlichen Abweichungen der Befunde an Nematoden und Platoden kaum

---

Anwesenheit seitlicher segmentaler Kriech- und Ruderwerkzeuge) suchen. Bei Gordius sowohl, wie bei den Archianneliden und anderen, finden wir jedoch einen sehr primitiven Bewegungsmodus, dürfen also auch wohl schließen, daß der morphologische Typus ihres Nervensystems primitive Zustände versinnbildlicht, die zu denen der höheren Articulaten hinführen, aber nicht zu ihnen in einem wesentlichen Gegensatze stehen. Es entsteht also phylogenetisch das „Strickleiternervensystem" nicht durch eine Verdoppelung der Bestandteile, die in dem „unpaaren" Bauchmark z. B. von Polygordius gegeben sind, sondern durch eine Verselbständigung seiner symmetrischen Hälften. (Dabei gehen in die letzteren wohl sicher die Elemente des dritten mittleren Faserstranges je zur Hälfte über, und es sind die paarigen Konnektive nicht zu identifizieren mit den beiden die sensitive Ventralrinne begleitenden Marksträngen von Protodrilus; letztere entsprechen den seitlichen Faserzügen der unpaarigen Bauchstränge, für den medianen dürften sich wohl Beziehungen zu der genannten Ventralrinne ergeben).

einer schärferen Beleuchtung, um als solche erkannt zu werden. Schon die ohne weiteres ersichtliche Tatsache, daß Gordius ein medio-ventrales, seiner ganzen Erstreckung nach zellig-faseriges Bauchmark besitzt, genügt, um ihn in die Reihe der Articulaten zu verweisen; denn es gibt ja keinen anderen Stamm, der dieselbe Grundform des Zentralnervensystems besitzt. Abgesehen von der abweichenden Zahl und Lage der Längsnervenstämme bei den Platoden und Nematoden, spielen diese nur die Rolle peripherer Nerven, verhalten sich also prinzipiell ganz anders als das Bauchmark der Anneliden, das Rückenmark der Chordaten.

Die vollendete Sonderung des Bauchmarkes höherer Articulaten in Ganglien, Konnektive und Kommissuren stellt einen sekundären Charakter dar, der durch alle Uebergänge mit dem von Polygordius repräsentierten Zustand verknüpft ist, bei dem der zellige Belag auf den ganzen Nervenstrang gleichmäßig verteilt ist. Ihm reihen sich die Befunde an Gordius ungezwungen an. Zudem beweisen die Erfahrungen über die Entstehung der Metamerie bei Anneliden, daß der gegliederte Bau des Nervensystems sich aus dem ungegliederten genau so allmählich entwickelt, wie die Metamerie aller übrigen Organe aus dem unsegmentierten Zustand, nicht aber durch Multiplikation einer präformierten Einheit, hier also des „Ganglions".

Außer in der Gesamtanlage findet man auch im feineren Bau des Nervensystems zahlreiche Einzelheiten, welche die große Aehnlichkeit der Elementarbestandteile desselben bei Gordiiden und Anneliden dartun. Ektodermales Stützgewebe im Nervensystem dürfte zwar den meisten wirbellosen Tieren zukommen; doch ist der enge Anschluß, den Gordius auch im Habitus und der Verteilung dieser Elemente an das „Subcuticularfasergewebe" (vergl. Rohde, Schneiders Zool. Beitr., Bd. II) der Polychäten bekundet, evident. Auch der Umwandlungsmodus der epithelialen Stütz- in Gliazellen ist im wesentlichen durchaus den von Joseph[1]) für Sigalion gegebenen Schilderungen analog. Auch der Dimorphismus der Ganglienzellen bei Gordius findet bei den Chätopoden seine Parallele, über deren „Riesenzellen" Rohde[2]) ausführlich berichtet hat. Bei der Einförmigkeit der histologischen Elemente des Nervensystems niederer Tiere verlohnt es sich in-

1) Untersuchungen über die Stützsubstanzen des Nervensystems. Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. XIII, 1902.

2) Histolog. Untersuchungen über das Nervensystem der Polychäten. Zool. Beitr., Bd. II, p. 24.

dessen nicht, den mannigfach hier auftauchenden Aehnlichkeiten zwischen Gordius und den Anneliden, die aber keine ausschließenden Eigentümlichkeiten beider sind, weiter nachzuforschen.

Muskulatur. Schon oben wurde bemerkt, daß die allgemeine Anordnung des Muskelgewebes (epithelial oder mesenchymatisch) kein systematisch-phylogenetisch verwertbares Kennzeichen abgibt. Neben den meist epithelähnlich angeordneten Längsmuskelzellen fanden sich bei Gordius Elemente, die sich mehr dem mesenchymatischen Typus anschließen. Auch die schrägen Muskelsepten, welche die Leibeshöhle der Anneliden durchqueren, würde man diesem zurechnen müssen.

Im Besitze eines Hautmuskelschlauches aus einschichtig angeordneten, nur longitudinalen Fasern stimmt Gordius sowohl mit den Nematoden (Camerano 1888, p. 36), als mit den Archianneliden[1]) überein. Sieht man jedoch den Bau der Muskeln bei diesen Tieren genauer an, so scheidet zunächst schon die eigentümliche Innervation die Nematoden- von den Gordiusmuskeln. Infolge derselben ist auch die kontraktile Rinde der ersteren nie nach außen offen; bei letzteren vermißt man dagegen den proximalen Nervenfortsatz. Bei Polygordius andererseits begegnet man einer überraschenden Uebereinstimmung mit Gordius: flache, senkrecht gegen die Epidermis gestellte Muskelzellen, an beiden Längsseiten von kontraktiler Rinde eingefaßt, wahrscheinlich von der Epidermis her innerviert; die Myofibrillen in einfacher Reihe angeordnet und durch Kittsubstanz verbunden. Bei beiden ist der Muskelschlauch nur ventral durch den Nervenstrang unterbrochen. Eine bessere Uebereinstimmung, die gleichzeitig die Nematoden durchaus ausschließt, läßt sich nicht wünschen.

Füllgewebe. Das Parenchym von Gordius stellt einen höchst auffallenden Typus des Bindegewebes dar; von Hypothesen über die Beziehungen desselben zum Füllgewebe anderer Wurmtiere ist nur eine Bemerkung Zieglers (1898, p. 33) zu erwähnen, der das „Parenchym der Plathelminthen“ zum Vergleich heranzieht. Die Aehnlichkeit beider Gewebe schwindet jedoch bei

---

1) Die letztere Tatsache ist wohl zuerst von A. Schneider (Ueber Bau und Entwickelung von Polygordius, Arch. f. Anat. und Phys., 1868) hervorgehoben worden. Es sei hier noch bemerkt, daß auch für Polygordius (Villoti) von Perrier (Comptes rendus de l'Ac. des Sc. Paris, 1875, T. LXXX) zirkuläre Muskelfibrillen zwischen Hypodermis und Längsmuskulatur beschrieben, von Fraipont aber an den Neapler Species nicht bestätigt wurden.

näherer Prüfung; denn statt der polyedrischen, sich gegenseitig mit vollen Flächen berührenden Zellen hier finden wir dort[1]) verästelte Elemente, deren feine protoplasmatische Ausbreitungen in einer gerüstartig entwickelten Grundsubstanz verlaufen; der „blasige“ Habitus beider Gewebe ist bei Gordius durch die saftreichen Binnenräume der membranösen Zellkapseln selbst, bei den Plattwürmern durch mit hyalinem Enchym gefüllte Lücken in der Grundsubstanz bedingt. Man muß also beide Gewebe für fast extrem entgegengesetzte Ausbildungsarten des mesenchymatischen Füllgewebes halten.

Sehen wir uns dagegen bei den Anneliden nach ähnlichen Bildungen um, so scheint auch hier zunächst kaum ein Anknüpfungspunkt gegeben. In Bezug auf Polygordius bemerkt K. C. Schneider (l. c. p. 363), daß er sich durch „weitgehenden Mangel an Bindegewebe“ auszeichne. Fraipont („Le genre Polygordius“) erwähnt es als solches garnicht. Betrachtet man aber die unregelmäßige Zellschicht, die auf seinen Abbildungen die Muskellage gegen die Leibeshöhle hin bedeckt (im Text, p. 22 ff., als „péritoine“ bezeichnet), so wird man einerseits diese Bedeckung schwerlich für ein echtes Epithel halten, andererseits eine gewisse Aehnlichkeit mit dem Gordiusparenchym nicht verkennen können. Diese Zellschicht ist von wechselnder Dicke; an gewissen Stellen nur niedrig, kann sie gelegentlich die ganze laterale Kammer der Leibeshöhle erfüllen. Die freie Oberfläche ist meist uneben, da die Zellen von unregelmäßig polyedrischem Bau sind; das Protoplasma ist reich an körnigen Einschlüssen (Reservestoffe, Pigment). Diese Beobachtungen, die ich auf Schnitten durch den Neapler Polygordius bestätigt finde, bestärken mich in der Ansicht, daß das Parenchym von Gordius nichts anderes ist als ein solches, durch die höhere Beanspruchung der Stützfunktion modifiziertes, zelliges Füllgewebe, wie wir es bei Polygordius finden. — Das spärliche und kernlose Bindegewebe der Nematoden dürfte wohl kaum zur Vergleichung mit dem Zellkörper von Gordius in Betracht kommen.

Genitalsystem und Cölom. Der Bau des Genitalapparates von Gordius ist oft zusammen mit dem der Nematoden als „röhrenförmiger Typus“ gekennzeichnet worden. Diese

---

1) Als Quellen dienten: Blochmann, Die Epithelfrage der Cestoden und Trematoden. Hamburg 1896. — K. C. Schneider, Lehrbuch d. vergl. Histologie, 1902.

Vereinigung möchte allenfalls für die männlichen Organe zulässig erscheinen; wichtige Unterschiede der weiblichen aber bestehen darin, daß im Gegensatz zu Gordius bei Nematoden nur eine terminale Keimstätte vorhanden und außerdem die Geschlechtsöffnung in die Körpermitte verschoben ist. Nun könnte man ja zwar die metameren Keimstätten von Gordius als sekundär aus einer einzigen (terminalen?) hervorgegangen denken und brauchte in dieser Differenz kein allzu schwerwiegendes trennendes Moment zu sehen; die Aehnlichkeit aber, die hiernach zwischen beiden Organen bestehen bleibt, ist nicht größer als die zweier beliebiger sack- oder schlauchförmiger Gonaden, die nichts als eine oft im Tierreich wiederkehrende Grundform dieser Organe repräsentieren.

Aber gerade der Umstand, daß die Keimstätten im weiblichen Genitalrohr von Gordius metamer und lateral sich finden, eröffnet deutlichere Beziehungen zu den Anneliden. Bei Archianneliden und Polychäten ist es ein ganz allgemeiner Befund, daß die Keimlager der Geschlechtszellen an der die Lateral- von der Intestinalkammer der Leibeshöhle trennenden transversalen Muskellamelle entstehen, und zwar auf der Seite der Intestinalkammer, also an deren ventro-lateraler Wand. In jedem Segment findet sich beim ♀ eine solche Keimzone. Beim Wachstum dieser Ovarien scheint sich nun ganz derselbe Vorgang abzuspielen wie bei Gordius: sie stülpen sich gegen die Podialkammer hin aus, so daß die Eier nun zum Teil in dieser, zum Teil in der Intestinalkammer liegen[1]). Die männlichen Organe von Polygordius bedingen nur insofern eine Modifikation, als die Keimlager hier mehr eine zerstreute Anlage haben, so daß zwischen der Lateral- und der Intestinalkammer zahlreiche schlitzförmige Kommunikationsöffnungen bestehen bleiben (vergl. Fraipont l. c., Pl. 9, Fig. 7 u. 8).

---

1) So konnte ich es an Schnitten durch eine norwegische Polygordiusart beobachten, und so zeichnet es auch C. Schneider in seinem Lehrbuch, p. 363, Fig. 352, wo man auf der Innenseite der Intestinalkammer deutlich eine Art Hilus bemerkt, der die Stelle, an der das Ovarium durch die transversale Scheidewand gestülpt ist, bezeichnet. Fraipont („Le genre Polygordius“) nimmt wohl an, daß die Eizellen auf beiden Seiten der schrägen Muskellamelle entstehen. Ueber die Verbreitung dieses Vorganges habe ich keine Erfahrung, glaube aber, daß dem Ausstülpungsprozeß, wie er sich bei Gordius und Polygordius beobachten läßt, palingenetische Bedeutung für die gegliederten Würmer zukommt.

Sehen wir hier also merkwürdige Uebereinstimmungen in den Lagebeziehungen der Keimstätten, so erhebt sich andererseits die Frage, wo wir bei Anneliden das Homologon des bei Gordius ♀ vorhandenen epithelialen Genitalrohres finden? Wichtig ist von vornherein, daß bei jenen die Gonade durch ihre ausführenden Teile keine Beziehungen zum Proktodaeum hat (1.), daß ferner die Cölomkammern, die den Keimstätten und den reifen Geschlechtszellen zur Aufnahme dienen, gegeneinander durch bindegewebige Dissepimente abgeschlossen sind (2.) und daß endlich in vielen Fällen eigentümliche Cölomodukte („Segmentalorgane") die Funktion der Gonadenentleerung übernommen haben (3.). Wir hatten der Gonocölwandung bei Gordius echt epithelialen Ursprung und Charakter zuerkennen müssen; die Auskleidung der Leibeshöhle bei Polygordius und den meisten Anneliden wird dagegen von endothelial geordneten Bindezellen geliefert. Bei Polygordius müssen wir ein echt epitheliales Peritoneum, daß einem Gonothel ursprünglich gleichwertig, durchaus in Abrede stellen[1]). Die Antwort auf die oben gestellte Frage kann also nur lauten, daß von dem epithelialen Genitalrohr von Gordius ♀ beim erwachsenen Annelid in den meisten Fällen nichts erhalten ist als die Keimlager selbst, die den metamer-lateralen Keimlagern in jenem entsprechen (4.). Daß die vier genannten Tatsachen in einem ursächlichen Zusammenhang miteinander stehen, ist außer Zweifel; welches aber das primäre Moment und welches die Folgeerscheinungen sind, ist schwieriger zu entscheiden. Als sicher darf gelten, daß

---

1) So verhält es sich wahrscheinlich auch bei vielen Chätopoden. Eine Ausnahme machen die Aphroditinen und Glyceriden, bei denen nach Claparède (Les Annelides Chétopodes du Golfe de Nâples) die Leibeshöhle mit Flimmerepithel ausgekleidet ist. Eine solche Oberflächendifferenzierung ist natürlich nur bei einem echten Epithel denkbar. Aber: „Il est même permis de se demander, si ce péritoine existe bien dans toute la classe des Annélides. Pour ma part, j'en doute fort. Souvent il est impossible de démonstrer son existence. En tout cas, il ne présente point habituellement la structure que nous lui trouvons chez les Aphrodites" (Claparède, l. c. p. 44). Bemerkenswert ist übrigens, daß nach Goodrich diesen Formen verzweigte und gegen das Cölom geschlossene Nephridien zukommen. Derselbe Forscher fand bei Nereis im hinteren Teile jedes Segments zwei durch Verdickung und Wimperbesatz gekennzeichnete Epithelstreifen (dorsale Wimperorgane), die wohl auch theoretisch als Reste einer epithelialen Cölomauskleidung aufzufassen sind, jedenfalls aber nicht von dem mesenchymatischen Anteil des Peritonealendothels hergeleitet werden können.

die vollendete Gonomerie der Anneliden von der angebahnten des Gordius, bezw. dessen freilebender Vorfahren, herzuleiten ist, daß also auch jene einst ein kontinuierliches Genitalrohr mit metameren Keimstätten besessen haben[1]). Vielleicht war es die Umständlichkeit des Eitransportes durch das lange Ovarialrohr, was zunächst zu dem bei Polygordius realisierten rohen Mittel führte, die Geschlechtsprodukte durch Ruptur der Leibeswand zu befreien. Wurde so der Längsgang mit dem terminalen Gonodukt und ihre epithelialen Wandungen funktionslos, so stand der vollständigen Verselbständigung der einzelnen Gonomeren nichts mehr im Wege; entweder gewannen sie sekundäre segmentale Geschlechtsgänge (Dasybranchus), oder es konnten die ursprünglich exkretorischen Segmentalorgane die Erbschaft der primären Gonodukte antreten, im Interesse einer verlängerten Lebensdauer des Tieres (Mehrzahl der Polychäten).

Aus dem Dargelegten ergibt sich ein Hinweis, wie die Cölomverhältnisse der Anneliden im Vergleich mit Gordius zu beurteilen sind. Man wird in der Podialkammer der ersteren das Homologon des Ovarialsinus von Gordius, in der Intestinalkammer aber einen Hohlraum erblicken können, der dem des Ovariallängsganges von Gordius entspricht, aber dessen ursprünglicher epithelialer Bekleidung (Gonothel) in der Regel verlustig gegangen ist. Der Versuch, ein etwa bestehendes Deuterocöl der Anneliden auf eine erweiterte Genitalhöhle und seine Auskleidung auf ein modifiziertes Keimepithel zurückzuführen, muß also für die Mehrzahl der Fälle ausgeschlossen werden. Es ist demnach durchaus berechtigt die Frage aufzuwerfen, ob denn die Leibeshöhle der Anneliden von der „primären Leibeshöhle“ der niederen Würmer überhaupt durch wesentliche Unterschiede gesondert ist, so daß man Grund hätte, bei ihnen von einer „sekundären Leibeshöhle“ zu sprechen. In der Beantwortung dieser Frage können wir uns an J. Thieles[2]) Ansicht anschließen: „Sekundär ist am Cölom der Anneliden weiter nichts als seine Beziehungen zu den Geschlechtsprodukten, im übrigen ist es dem Schizocöl homolog.“ Ich möchte namentlich betonen, daß zwar in der Tat die Leibeshöhle der Anneliden der epithelialen Auskleidung ent-

1) Ueber verwandte Ansichten von E. Meyer und J. Thiele s. p. 79.

2) Zur Cölomfrage. Zool. Anz., Bd. XXIV, 1902. — Die systematische Stellung der Solenogastren etc. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXII, 1902, p. 448—453.

behrt (was aber nach H. E. Ziegler [1898, p. 16] zum unerläßlichen Kennzeichen eines „Deuterocöls" gehört), daß sie auch streng morphologisch kein Gonocöl sein kann, daß sie aber ihrem Ursprung und ihrer besonderen Ausbildung nach von vornherein vom Genitalsystem abhängig ist, und zwar sowohl die Intestinal- wie die Podialkammer, diese als Ernährungsorgan, jene als Behältnis der reifenden Eier. Wenn sie also auch prinzipiell von den Proto- oder Schizocölbildungen nicht zu trennen ist, so nimmt sie unter diesen doch eine Sonderstellung ein. Erst sekundär gewinnt sie bei manchen Formen auch unabhängig vom Genitalapparat, so in sterilen Segmenten, eine selbständige Existenz, vermutlich infolge ihrer exkretorischen Funktion.

Auch ontogenetisch bildet sich dann ein Voreilen der Cölomentwickelung heraus, bevor, bezw. ohne daß ein Gonothel noch zur Entstehung gelangt. Die Anlagen des sekundären Mesoderms[1]) begegnen uns bei den Anneliden in Form der beiden Mesodermstreifen, in denen sekundär die spaltförmige Leibeshöhle auftritt.

---

1) In dem Gonadengewebe, welches bei Gordius das epitheliale Genitalrohr liefert, einerseits, in dem Füllgewebe (Muskulatur und Parenchym) andererseits erkennen wir bei Gordius wie bei den Anneliden zwei prinzipiell verschiedene Arten mesoblastischer Gewebe. Kleinenberg kommt in seiner berühmten Lopadorhynchusarbeit (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLIV) bekanntlich zu dem Schluß, es sei „das Mesoderm nicht als Keimblatt, sondern als eine Bildung aufzufassen, in welcher genetisch ungleichwertige Bestandteile nur scheinbar in eine einheitliche Masse vereinigt sind" (p. 10). Insbesondere nehmen die Genitalanlagen der Cölomaten innerhalb dieser „Masse" eine selbständige Stellung ein, so daß von Forschern wie Ed. Meyer das Mesoderm in ein „primäres" (Mesenchym) und in ein sekundäres oder cölomatisches Mesoderm, das sich mutmaßlich von den Urgeschlechtszellen herleitet, geschieden wird. „Aehnlich, wie Kleinenberg will, ist das gesamte Mesoderm nicht als eine einheitliche, den beiden primären Keimblättern gleichwertige Bildung, sondern als ein Anlagenkomplex sehr verschiedener, einst ganz unabhängig voneinander entstandener Organe zu betrachten, dagegen kommt aber einem Hauptbestandteile desselben, dem sog. sekundären cölomatischen Mesoderm oder dem peritoneogenitalen Embryonalgewebe, wie ich es nennen möchte, im Gegensatz zum embryonalen Mesenchym, die Bedeutung eines Primitivorganes, nämlich eines ursprünglichen Geschlechts- oder Gonadengewebes zu, welches aus den keinem Keimblatt angehörigen Urgeschlechtszellen der ältesten vielzelligen Tiere hervorgegangen ist." (E. Meyer, Die Abstammung der Anneliden etc. Biol. Centralbl., Bd. X, 1890.)

Divertikelbildung des Urdarmes und damit ein primärer Zusammenhang des Cöloms mit jenem ist nirgends beobachtet. Es liegen indessen keine zwingenden Beweise vor, daß die Wand der embryonalen Mesodermtaschen einem Gonadenepithel gleichwertig ist; es ist nichts erwiesen, als daß sie die spätere pseudoepitheliale Auskleidung der „Leibeshöhle“ und einen Teil der Muskulatur liefern. Man darf es aus diesen Gründen für nicht unwahrscheinlich halten, daß auch die „cölomatischen Mesodermanlagen“ MEYERS (s. d. Anmerkung p. 74) zu den primären in keinem prinzipiellen Gegensatz stehen, sondern als ein durch die sekundär erworbenen Beziehungen zu den Genitalanlagen seiner Form und seinem Anlagebezirk nach bestimmter Komplex mesenchymatischen Gewebes (+ Genitalanlage) zu betrachten sind. Ein Gonocöl kommt bei den typischen Anneliden in der Regel weder zur Anlage noch zur Ausbildung; es wird gewissermaßen ersetzt durch die schizogenen Cölombildungen, deren metamere Anlage wieder auf die voraufgehende Metamerie einer Saccogonade zurückgeführt werden muß.

Die Frage ob sich Beziehungen des Schizocölsystems bei Gordius zum Blutgefäßsystem der Anneliden denken lassen, darf wohl zum Teil in bejahendem Sinne beantwortet werden. Zur Beurteilung des letzteren hat A. LANG im III. Abschnitt seiner Trophocöltheorie[1]) die leitenden Gesichtspunkte und eine ausgedehnte Uebersicht des Materials gegeben. Wir begnügen uns, auf eine für ein theoretisches Stadium gedachte, auf den Zustand bei Gordius jedoch sehr wohl anwendbare Bemerkung dieses Werkes (p. 183) hinzuweisen: „Die erste Funktion des Blutgefäßsystems wird wohl die ernährende gewesen sein. Man kann sich sehr wohl das Auftreten von nicht zirkulierenden, bloß etwa fluktuierenden Ansammlungen ernährender Flüssigkeit, z. B. im Umkreis des Darmes, vorstellen, nicht aber einen Zirkulationsapparat ohne ernährende Bedeutung.“ Man darf wohl annehmen, daß sich im Darmsinus der Gordiiden ein ehemals in ähnlicher Ausbildung bei den Anneliden verbreiteter Befund erhalten hat. Ob der Rückenkanal von Gordius mit dem Rückengefäß der Anneliden (das nach LANG sich vom Darmsinus differenziert) verglichen werden darf, muß dahingestellt bleiben.

Der Darmkanal von Gordius besitzt in seiner Cilienauskleidung ein gewichtiges trennendes Merkmal gegenüber den

---

1) ARNOLD LANG, Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch., Bd. XXXVIII, 1903.

aller Bewimperung entbehrenden Nematoden, wenngleich im Stäbchensaum ihres Darmes eine nicht durchaus verschiedene Bildung gesehen zu werden braucht. Epithelogene Muskelfibrillen in der Darmwand finden sich unter den Anneliden vielleicht nur bei Polygordius; bei den übrigen herrscht bezüglich der Herleitung der Darmmuskulatur — ob vom splanchnischen Cölothel oder vom primären Mesenchym (Ed. Meyer) — unter den Autoren nicht völlige Einigkeit.

III. Theoretischer Abschnitt.

Verwandtschaftsbeziehungen der Gordiiden.

Im Voraufgehenden habe ich mich bemüht, das vorhandene Material von Erfahrungen über den gröberen und feineren Bau derjenigen Tierformen, die auf Grund allgemeiner übereinstimmender Merkmale zunächst für eine Vergleichung mit Gordius in Frage kamen, zu sichten; es hat sich dabei eine weitgehende und überraschende Uebereinstimmung der Gordiiden mit den Archianneliden ergeben, mit solcher Unzweideutigkeit, daß der Systematiker gezwungen wäre, den Gordiiden einen Platz in nächster Nähe der genannten Würmer einzuräumen. Uns bleibt hier als letzter Teil unserer Aufgabe noch übrig, die morphologisch-systematischen Beziehungen beider Gruppen durch eine phylogenetische Hypothese als Ausdruck wahrer Stammverwandtschaft begreiflich zu machen.

Ein wesentlicher Unterschied in der Organisationshöhe der beiden fraglichen Gruppen ist nicht festzustellen. Der Körpergröße nach übertrifft Gordius alle Archianneliden; doch erklärt sich dies vielleicht aus der parasitischen Lebensweise; diese macht aber auch wahrscheinlich, daß der vollständige Mangel der Nephridien, der kümmerliche Zustand des Verdauungsapparates und die eigenartige Ausbildung des Bindegewebes Rückbildungserscheinungen, bezw. Anpassungen an die Besonderheiten der Ernährungsbedingungen, sind. Diejenigen Verhältnisse bei Gordius, die als Merkmale einer primitiveren Organisation aufzufassen sind, betreffen vor allem den Geschlechtsapparat. Es scheint, daß in der Ausbildung, wie dieser sich bei Gordius ♀ findet, die ursprüngliche Form des Organs bei den gegliederten Würmern gegeben ist. Weder die Ontogenese noch die Anatomie des ausgebildeten Gordius liefert den geringsten Anhalt dafür, daß dessen zusammengesetztes Ovar sekundär durch die Vereinigung zahlreicher

selbständiger metamerer Ovarien mit segmentalen Gonodukten hervorgegangen sei[1]). — Weniger leicht ist zu entscheiden, ob auch der Mangel der äußeren Gliederung und der Tentakel, die regelmäßig ringförmige Gruppierung der das Gehirn repräsentierenden Ganglienzellmasse und der ungegliederte Bau des Bauchstranges ursprüngliche Charaktere sind. Da wir theoretisch sowohl die symmetrische Duplizität des Cerebralganglions in Wechselwirkung mit der höheren Ausbildung symmetrischer Sinnesorgane (Tentakel etc.), als die Auflösung des Bauchstranges in metamer geordnete Zentren, und endlich auch die Ringelung der bei den freilebenden und beweglicheren Formen starreren Hautdecke nur als sekundäre Differenzierungen ursprünglich einheitlicher Gebilde zu denken vermögen, so werden wir, wie ich schon in meinem provisorischen Bericht (1904) bemerkte, diese Zustände bei Gordius eher als wenig fort, denn als rückgebildet, also im ganzen als „paläophyletisch" bezeichnen dürfen. Sie bilden die logisch unerläßlichen Durchgangsstufen zum Typus des segmentierten Wurmes.

Nur in einem Punkte scheint mir die Archiannelidengattung Protodrilus ursprünglichere Verhältnisse bewahrt zu haben als Gordius, im Besitz der Bauchfurche und der dadurch bedingten Spaltung des Bauchstranges in zwei seitliche Hälften. Auf die mutmaßliche phylogenetische Bedeutung dieses Befundes komme ich im weiteren Verlaufe noch zurück (p. 86).

Geben wir den Schluß aus den morphologischen Beziehungen auf stammesgeschichtliche Verwandtschaft als berechtigt zu und benutzen wir die Hinweise, die uns einerseits von den Gordiiden, andererseits von den Archianneliden bezüglich der Urform der wichtigsten Organsysteme bei den Ahnen der segmentierten Würmer gegeben werden, so gelangen wir zu etwa folgendem Bilde einer

1) Lang (Trophocöltheorie, p. 163—164) hat die Abhängigkeit des Bauplanes des Genitalapparates von der Existenz eines Kopulationsorgans betont: „Auf der einen Seite, bei den Formen ohne Kopulationsapparat . . . die Tendenz der Gonodukte, die Geschlechtsprodukte möglichst direkt und ohne Umwege nach außen zu leiten. Von den zahlreichen streng oder weniger streng metamer angeordneten Gonocölsäcken bildet jeder seinen eigenen Gonodukt. . . . Auf der anderen Seite, bei den Formen mit Kopulationsapparat . . . die Tendenz der Gonodukte der einzelnen Gonaden, sich miteinander zu vereinigen, Sammelkanäle, Längskanäle zu bilden, die schließlich in den Kopulationsapparat ausmünden." Welcher Zustand für den ursprünglicheren zu halten sei, entscheidet Lang nicht. Beide treten abwechselnd bei verschieden hoch organisierten Gruppen auf. Für Gordius scheint jedenfalls der letzgenannte der primäre zu sein.

gemeinsamen Stammform, einer Art Protannelid: der mäßig langgestreckte Körper entbehrt der äußeren Ringelung (und der Parapodien?); die Ventralseite ist zu einer vorn mit der Mundbucht kommunizierenden flimmernden Rinne eingezogen; das Zentralnervensystem besteht aus einem subepithelialen Zellenring um den Mundeingang, der sich ventral in zwei ungegliederte, die Bauchfurche begleitende Zellfaserstränge fortsetzt; unter der Haut ein Längsmuskelschlauch; der bedeutungsvollste Zug ist die unvollkommene Gliederung der kaudal in den Enddarm ausmündenden Saccogonade in metamere Keimstätten, durch die auch das Mesenchym (Bildung metamerer Trophocölien) beeinflußt wird.

Die Gattung Gordius hält die wesentlichsten Momente dieses Organisationsplanes unverwischt fest. Die Entwickelung des Annelidenstammbaumes aber verliefe in dieser Richtung: In engster Abhängigkeit von der zuerst, aus „inneren" Urachen (Vermehrung der Keimstätten) auftretenden Gonomerie gelangt die fortschreitende metamere Differenzierung des Mesenchyms (Dissepimente, Cölom, Nephridien, Blutgefäßsystem) zur Ausbildung; weiterhin vollzieht sich — vielleicht aus eigenen Ursachen, aber doch im Einklang mit der inneren Metamerie — die äußere Gliederung in der cuticularen Bekleidung; die Neuromerie ist bedingt durch die funktionelle Verselbständigung der somatischen Segmente und nach dem Grade ihrer Ausbildung direkt abhängig von der zunehmenden Differenzierung des lokomotorischen Apparates; sie wird noch bei den Archianneliden vermißt, ist dagegen bei den mit Parapodien versehenen Polychäten am eklatantesten, bei Oligochäten (Lumbricus z. B.) wieder mehr verwischt.

Es gehört nicht in den Rahmen dieser Betrachtungen, die phyletische Differenzierung der Articulaten weiter auszumalen. Dagegen muß auf eine Tiergruppe hier noch hingewiesen werden, die mit den Gordiiden in einen gewissen Zusammenhang gebracht worden ist, die Solenogastren. J. Thiele schließt seine Ausführungen über „Die systematische Stellung der Solenogastren und die Phylogenie der Mollusken"[1]) mit der Behauptung: „Die Solenogastren sind eine mit Gordiiden und Anneliden nächst verwandte Gruppe von Würmern, welche durch die Beziehung, in welche der Uterus zum Herzen getreten ist, sowie durch Anfänge einer Radulabildung zu den Mollusken hinüberführen etc." (p. 458). Die Beziehungen zu den Gordiiden

1) Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXII, 1902.

stützen sich hauptsächlich auf den Geschlechtsapparat: „Bei Neomenia und Gordiiden (♀) sind die Keimdrüsen einander ganz ähnlich, indem sie aus zwei Reihen von Säcken bestehen, deren jede in einen dorsalen, zu einer hinteren Oeffnung hinziehenden Längsgang mündet“ (p. 451). Auch die Anneliden seien durch ein ähnliches Stadium hindurchgegangen [1]). Andererseits treten im Bau des Nervensystems bedeutsame Parallelen mit den Anneliden auf: „die Cerebralganglien (der Solenogastren) sind vollkommen ähnlich, wenn man von der Komplikation durch die Cirren bei Anneliden absieht, die beiden seitlichen Stränge des Bauchmarkes und die sensitive Flimmerrinne sind ganz übereinstimmend, etc.“ Die Solenogastren haben demnach Züge konserviert, in denen sich einerseits Gordius, andererseits Protodrilus gerade am konservativsten unter allen segmentierten Würmern zeigten. Wir sind aus den angeführten Gründen (weitere Nachweise sind von Thiele l. c. p. 418—431 zusammengestellt) fest überzeugt, daß sich die Solenogastren aus denjenigen Annelidenahnen, welche die genannten primitiven Merkmale noch vereint besaßen, abgezweigt haben, daß diese Stammformen selbst aber nicht von Turbellarien abzuleiten sind, wie auch Thiele (p. 434) es will (s. u.).

Nach den vorausgehenden Betrachtungen gewinnt die Kenntnis der feineren Organisation von Gordius eine erhöhte Bedeutung, insofern als wir in dieser ein in zahlreichen Punkten getreues Spiegelbild eines phylogenetischen Stadiums erblicken, aus dem die mächtigen Stämme der Glieder- und der Weichtiere einst entsprossen sind. Wir müssen daher noch einige Erörterungen der Frage widmen, wie die nach dem Muster der Gordiiden von uns konstruierte Stammform der Anneliden sich gegenüber den geltenden Theorien über die Herkunft der gegliederten Würmer zu behaupten vermag, und inwieweit die hier gewonnene Auffassung einiges Licht auf das Metamerieproblem zu werfen im stande ist. Unter den Versuchen, den Ursprung der Anneliden klarzulegen kommen vor allem die Trochophora- und die Plathelminthentheorie, sowie die Versuche zu ihrer Fortbildung in Betracht; ferner

---

1) Ein verwandter Gedanke, daß nämlich die (allerdings Planarien-ähnlich vorgestellten) Vorfahren der Anneliden ein einheitliches Genitalrohr mit kaudaler Mündung (vgl. auch Dinophilus!) bessesen hätten, das erst sekundär in metamere Einzelgonaden zerfallen sei, wurde zuerst von E. Meyer (Biolog. Centralbl., Bd. X, 1890) ausgesprochen, später (1901) aber leider aufgegeben.

werden wir der SEDGWICKschen Hypothese besondere Beachtung zu schenken haben.

a) Die Trochophoratheorie, heute wohl noch die verbreitetste, stützt sich vornehmlich auf die Gültigkeit des biogenetischen Grundgesetzes für die Larvenentwickelung, indem sie in der Trochophora eine palingenetische Rekapitulation der Annelidenvorfahren sieht. Auf Grund der morphologischen Beziehungen dieser Larve zu den Rädertieren, die durch die SEMPERsche Entdeckung der Trochosphaera eine überzeugende Bestärkung erhielten, schließt sie auf eine nahe Verwandtschaft zwischen Rotatorien und Anneliden in dem Sinne, daß jene im wesentlichen noch heute die Organisation der Annelidenahnen zur Schau trügen. Die Schwierigkeit und große Unwahrscheinlichkeit der Trochophorahypothese ist neuerdings von LANG [1]) in extenso dargelegt werden, so daß ich hier auf die ausführliche Wiederholung der Einwände verzichten kann. Jene scheitert an der Erkenntnis, daß die Trochophora zwar eine sehr alte Larvenform, aber keine Stammform, sondern aus der Anpassung an ein pelagisches Jugendleben hervorgegangen ist; daß ferner die Rotatorien ebensowenig wie gewisse andere „primitive“ Annelidenformen (Dinophilus, Ophryotrocha u. a.) der Ahnenform der Anneliden nahe stehen, sondern durch verfrühte Geschlechtsreife (Neotenie) sich von höheren Vertretern ihrer Gruppe, unter mehr oder weniger ausgedehnter Benutzung ihrer Larvenorganisation, herleiten.

Ich möchte, auf den Darlegungen des hochgeschätzten Autors fußend, noch betonen, daß eine Ableitung der Trochophoraorganisation von Cölenteraten, Gasträaden her, die doch immer das Ziel bleiben muß, auf viel größere Schwierigkeiten stößt, als die des Annelids. Die neuen entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen von WOLTERECK [2]) an Polygordiuslarven der Nordsee haben in Bestätigung mancher älterer Beobachtungen dargetan, daß der Larvenkörper eine provisorische, dem Plankton-

1) Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jen. Zeitschr. f. Nat., Bd. XXXVIII, 1903, p. 3—13.

2) Trochophorastudien, I. Bibl. Zool. CHUN., Bd. XIII, H. 34, 1902. — Neuere Ausführungen WOLTERECKS (Wurm„kopf“, Wurmrumpf und Trochophora. Zool. Anz., Bd. XXVIII), die sich gerade mit den Beziehungen der Trochophora zu den Cölenteraten und ihrer Bedeutung für die Phylogenie der Anneliden beschäftigen, konnten, da sie erst während des Druckes erschienen, hier leider nicht mehr berücksichtigt werden.

leben angepaßte Bildung ist, von welcher der Wurm wenig mehr als den Darm übernimmt. Insbesondere ist das Zentralnervensystem (Scheitelorgan) der Larve gewissermaßen eine Neuschöpfung, hervorgegangen aus der überstürzten Entwickelung nur eines Teiles des von den Cölenteratenahnen überlieferten Anlagenkomplexes, dessen übrige Bestandteile erst später, bei der Ausbildung des Wurmkörpers zur Geltung gelangen. Wir können darum die Trochophora nicht für ein zuverlässiges Dokument der Annelidenabstammung halten, wohl aber scheint sie den Ausgangspunkt für eine ganze Reihe anderer Wurmformen, nicht nur der Rotatorien, sondern auch der Plathelminthen und Ctenophoren geboten haben, worüber unten. Hier sei nur noch bemerkt, daß auch diejenigen Organe von Gordius, die wir für Zeugen der Urformen derselben bei den segmentierten Würmern hielten (Nervensystem, ♀ Genitalapparat), nicht die geringste Anlehnung an die entsprechenden Verhältnisse bei den Rotatorien aufweisen.

Die Entstehung der Metamerie bei den Anneliden vermag die Trochophoratheorie nicht zu erklären. Sie wird in diesem Punkte unterstützt durch die sog. „Kormentheorie", welche die Segmente des Annelidenkörpers als ungeschlechtlich (durch unvollkommene Teilung) erzeugte Individuen eines kettenförmigen Tierstockes auffaßt; ihre Begründer und bedeutendsten Verteidiger sind HAECKEL, GEGENBAUR und HATSCHEK. Auch ihr erklärender Wert ist von LANG (l. c. p. 13—59) sehr eingehend gewürdigt worden. Ich vermag dieser Kritik, welche die Unhaltbarkeit der Hypothese in vollkommenster Weise dartut, nichts, was unser spezielles Problem, das Verhältnis der Gordiiden zum Stammbaum der Anneliden anginge, hinzuzufügen. Für die Erklärung der Pseudometamerie, wie sie bei Gordius und gewissen Plathelminthen vorliegt, vermag die Kormentheorie natürlich nichts zu leisten, ja einer phylogenetischen Verknüpfung der Gonomerie von Gordius mit der „echten" Segmentation der Anneliden müßte sie sich durchaus widersetzen. Wenn sie beide nicht in einen prinzipiellen Gegensatz bringen will, so bliebe ihr nur die rückläufige Ableitung der pseudometameren von den typisch segmentierten Tieren übrig.

b) Die Plathelminthentheorie besitzt ihre bedeutendsten Vertreter in A. LANG, ED. MEYER u. a.; der erstere hat sie auch neuerdings (1903) zur Grundlage seiner Erörterungen über den Ursprung der Leibeshöhle und des Blutgefäßsystems der höheren

Würmer etc. gemacht. Den Kernpunkt dieser Lehre bildet die Ableitung der echten Metamerie der Annulaten von der Pseudometamerie, wie sie im Bau des Genitalapparates gewisser Plathelminthen, vor allem bei Gunda segmentata[1]) zu Tage tritt. Man darf nun keineswegs die vielen guten Gründe übersehen, mit denen diese Lehre gestützt ist; man könnte sogar, soweit nur die Pseudometamerie des Genitalsystems in Frage kommt, im Bau dieses letzteren bei Gordius eine direkte Bestätigung der LANGschen Ansicht erblicken: auch hier findet sich noch die „partielle“ Segmentation wie bei den Platoden, während andererseits die Anschlüsse nach der Seite der total segmentierten Würmer unzweifelhaft sind. Da aber nach LANG der phylogenetische Pfad der Anneliden von den pseudometameren Platoden über die Hirudineen zu den Chätopoden führt und die Archianneliden sich demzufolge nicht als die ursprünglichste, sondern als eine rückgebildete Gruppe offenbaren würden, so müßten die Anklänge in der Organisation von Gordius gerade an die der Archianneliden als sehr überraschend erscheinen.

Obgleich auch seinerseits von dem phylogenetischen Zusammenhang von Ctenophoren, Platoden, Hirudineen, Chätopoden und Archianneliden überzeugt, hat neuerdings A. A. W. HUBRECHT[2]) die LANGsche Lehre angegriffen und zahlreiche Gründe gegen die Wertung der Platoden (resp. Ctenophoren) als Stammgruppe der übrigen beigebracht; es sind, kurz resümiert, folgende:

1) Die hohe Komplikation des Genitalapparates bei Platoden erscheint „eher als ein Grund, sie weit von der Wurzel entfernt, inmitten der terminalen Ramifikationen zu stellen“ (l. c. p. 163).

2) Das Auftreten von Cirrus und Samenblase bei Saccocirrus dient als Hinweis auf die entsprechenden Bildungen der Platoden, die von solchen primitiven Annelidenformen etwa abgeleitet werden müßten.

3) Ontogenetische Tatsachen beweisen, daß Homologa der Cölomanlagen (Polzellen des Mesoderms) auch bei den Platoden nachzuweisen sind, daß sie demnach keine Neuerwerbungen der

---

1) Vergl. A. LANG, Der Bau von Gunda segmentata und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit Cölenteraten und Hirudineen. Mitteil. d. Zool. St. Neapel, Bd. III, 1881.

2) Die Abstammung der Anneliden und Chordaten und die Stellung der Ctenophoren und Plathelminthen im System. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXXIX, H. 1, 1904.

Cölhelminthen gegenüber den Plattwürmern sind, sondern daß sie bei diesen noch vorhanden sind, aber im Verlauf der Ontogenese unterdrückt werden.

Unter Berücksichtigung besonders dieser letzten Tatsachen kommt HUBRECHT zu folgendem Resultat: „Es scheinen mir also diese ontogenetischen Befunde in ganz zwingender Art dafür zu sprechen, daß wir die Plathelminthen als die am weitesten degenerierten Cölomatenabkömmlinge zu betrachten haben“ (p. 169). Und vorher mit Bezug auf Punkt 2, p. 164: „Es braucht also die von mir im umgekehrten Sinne aufgefaßte Phylogenese der Plathelminthen nicht einmal eine so ungemein lange zu sein, via Polychaeta, Oligochaeta und Hirudinea, sondern es kann der Plathelminthentypus eine verhältnismäßig frühe Abweichung von der ursprünglich cölomaten Stammform darstellen, während im Laufe des Hervorbildungsprozesses jenes Typus die jetzigen Oligochäten und Hirudineen gleichfalls seitlich abzweigten.“

Es sei mir gestattet, die Einwände HUBRECHTS um einen vierten zu vermehren (dem sich wohl noch weitere anreihen ließen); dieser betrifft die tiefgehenden Differenzen des Nervensystems bei Platoden und Anneliden (inkl. Gordiiden). Sehen wir bei diesen mit größter Konstanz ein dorsal vor dem Schlunde liegendes Cerebralganglion auftreten, das bei Gordius noch in durchaus altertümlicher Weise durch einen den Schlund umschließenden Ganglienzellenring repräsentiert wird, dieses ferner durch eine den Schlund umgreifende Kommissur (bei Gordius noch durch Kontinuität des Zellmantels) in Zusammenhang mit einem medio-ventralen Nervenstrange von ursprünglich seiner ganzen Ausdehnung nach zellig-faserigem Bau — so finden wir bei Platoden stets ein Dorsalganglion, das nie direkte Beziehungen zum Schlunde (ringförmige Umlagerung oder Schlundkommissur) besitzt, nie ein medianes Bauchmark, sondern, vom Dorsalganglion ausstrahlend, Nervenfaserstränge, die mit einem peripheren Plexus in Verbindung treten[1]). Als der ursprüngliche Platz des Gan-

1) Daß die von LANG (l. c. 1903, p. 79) angezogenen Fälle, in denen die ventralen Längsnerven „in ihrem ganzen Verlaufe mit Ganglienzellen ausgerüstet sind“, die für die Platoden typischen und ursprünglichen seien, scheint nicht bestimmt erwiesen. Ontogenetisch besteht jedenfalls der Unterschied, daß sich Oberschlundganglion und Bauchmark (inkl. sog. Unterschlundganglion) der Anneliden völlig selbständig anlegen (KLEINENBERG, EISIG, MEYER u. a.), während die Längsnerven der Platoden vom Dorsalganglion auswachsen (resp. aus einer gemeinschaftlichen Anlage mit letzterem

glions (sog. Gehirns) muß die Mitte der Rückenfläche angesehen werden; hier findet es sich bei den Polycladen; andererseits legen die Zwischenformen der Coeloplana und Ctenoplana es nahe, in den nervösen Organen der Ctenophoren homologe Bildungen zu sehen. Bei den Tricladen ist es sekundär nach dem „vorderen“ Ende verlagert worden (während die Mundöffnung diese Verschiebung in wechselndem Maße mitmachte). Diesen Befunden entspricht es, daß das periphere Nervensystem der Tricladen bald in Form gerader Längsstämme (in wechselnder Zahl), bald als ein vielfach anastomosierendes Netzwerk von Faserzügen auftritt. Jeder Versuch aber, das in seinen Hauptzügen so scharf charakterisierte Nervensystem der Anneliden aus dem der Platoden konstruieren zu wollen, muß als aussichtslos bezeichnet werden.

Ist denn nun aber — da wir uns mit Hubrecht zu der umgekehrten Reihenfolge bekannt haben — das Nervenzentrum der Platoden und Ctenophoren von dem der Anneliden ableitbar? Soweit es sich als Ausgangspunkt um das fertige Bauchmark-Cerebralganglion handelt, nein! Dagegen wissen wir, daß ontogenetisch bei den Anneliden ein sekundär in der Anpassung an die Form (Orientierung) und die Aufgaben des Larvenleibes erworbenes Nervenzentrum auftritt, die Scheitelplatte der Trochophora, die durch radiäre Längsnerven mit einem diffusen Ganglienzellplexus in Verbindung steht, ein Bild, das in allen wesentlichen Punkten die Anordnung der nervösen Elemente bei den Platoden vorzeichnet; völlig unabhängig von jenem entsteht das definitive Nervensystem des Annelids, unter Degeneration des peripheren Plexus, der Radiärnerven und gelegentlich teilweise auch der Scheitelplatte[1]).

---

hervorgehen). Sicherlich ist Lang im Recht, wenn er die Diskontinuität der Anlage von Gehirn und Bauchmark der Anneliden als eine sekundär erworbene ansieht; aber gerade die Möglichkeit dieser Diskontinuität enthält einen Hinweis auf die Gleichwertigkeit und ontogenetische Unabhängigkeit beider Teile des Zentralorgans voneinander, wie sie dem Dorsalganglion und den Längsnerven der Platoden wohl nicht zuzuschreiben ist.

1) Zum Belege dienen die Schriften von Hatschek, Kleinenberg, Fraipont, Woltereck (1902) u. a. Nach dem letztgenannten Autor liegen bei der Trochophora von Polygordius der Scheitelplatte die Augen seitlich an; von ihr gehen 8 vergängliche radiäre Nerven aus, die mit dem gleichfalls vergänglichen peripheren Plexus in Verbindung treten. Woltereck weist mit Recht auf die Aehnlichkeit dieser Anordnung mit dem Befund bei den Ctenophoren hin; (man denke auch an die rückenständigen Tentakel

Auf Grund dieser Tatsachen erscheint es geboten, die Verwandtschaft der Anneliden und Platoden zwar auch anzuerkennen, jedoch in dem Sinne, daß der letztgenannte Stamm sich durch verfrühte Geschlechtsreife (Neotenie) unter Vermittlung pelagischer Formen von Annelidenlarven oder doch von der Larvenorganisation sehr nahestehenden Anneliden hergeleitet hat. Seine Abzweigungsstelle wäre demnach nicht bei immerhin „typischen" Vertretern der Anneliden (Saccocirrus), sondern schon auf einem ursprünglich provisorischen Stadium von deren Ontogenese zu suchen. Aehnlich mag es sich auch mit dem Ursprung der Rotatorien verhalten. Endlich auch ist es sehr wahrscheinlich, daß die Ctenophoren, vermutlich koordiniert mit den Platoden, aus trochophoraähnlichen Ahnenformen entsprangen. Leiten wir die Platoden von solchen pelagisch spezialisierten Jugendformen der Anneliden ab, so verlieren auch die (von Hubrecht, l. c. p. 162 zitierten) Einwände, die Lang in seiner Polycladen-Monographie gegen die Auffassung der Plathelminthen als „degenerierter" Anneliden anführt, an Gewicht. Es ist dann von vornherein ausgeschlossen, daß in der Ontogenie der Plathelminthen eine segmentierte Leibeshöhle, Parapodien, Kiemen, Kiefer etc. vorübergehend auftreten könnten.

Haben wir nun die Versuche, die Anneliden von den pseudometameren Plathelminthen oder, durch Multiplikation ihrer Abdominalabschnitte, von trochophoraartigen Stammformen abzuleiten, den Tatsachen gegenüber als unzureichend erkannt, so bleibt uns als letzter Teil unserer Aufgabe, der Frage näher zu treten, wie denn anders, unter Berücksichtigung eines gordiusähnlichen Zwischengliedes, die Vorfahren der Anneliden zu denken sind. Hubrecht sieht sie unmittelbar in cölenteratenartigen Tieren (natürlich mit Ausschluß der Ctenophoren!), über das Wie erhalten wir von ihm nur spärliche Auskunft. Auf p. 153 seiner Abhandlung heißt es: „Es würde eine freilebende anthozoenartige Stammform, gleich jener, welche ich für die Chordaten anzunehmen geneigt bin, auch für ein hypothetisches Urannelid genügen, nur daß eben die Ausbildung eines Stomodaeums (und infolgedessen des Vorläufers einer Chorda) noch nicht eingesetzt zu haben braucht,

---

der Polycladen etc.). Auch Lang (1903, l. c. p. 81) erwähnt eine Mitteilung von Ed. Meyer über die Aehnlichkeit, „die in der paarigen Anordnung mehrerer Längsnervenstämme und ihren wiederholten Querverbindungen zwischen der Trochophora und den Plattwürmern besteht".

und wir somit auf noch primitivere schwimmende hydrozoenartige Stammformen zurückgreifen können, deren Orientation im Wasser, ob medusenartig, ob anthozoenartig, zunächst noch in der Schwebe gelassen werden kann, obgleich eben diese Orientation für die weitere Lage des Zentralnervensystems in Bezug auf den Darm von wesentlicher Bedeutung geworden sein kann."

Ein ausführlicherer Versuch in ähnlicher Richtung ist bereits von A. SEDGWICK[1]) unternommen worden; er beabsichtigt die direkte Zurückführung der metameren Gliederung der Articulaten auf die radiär-symmetrische („Cyklomerie" HESCHELER-LANG) der Anthozoen. Nach SEDGWIDK kann das Annelid aus korallenähnlichen Stammformen in der Weise abgeleitet werden, daß man Zwischenformen annimmt, die, zur kriechenden Lebensweise übergehend, eine zunehmende Längsstreckung des Körpers in der Richtung des Mundschlitzes aufweisen, bei denen ferner die Ränder des letzteren in der Mitte, nunmehr der ventralen Mittellinie, verwachsen, während am Vorder- und Hinterende je eine als Mund resp. After funktionierende Oeffnung bestehen bleibt. Mit den Urmundlippen ist gleichzeitig der den Urmund bei den Cölenteraten umringende Ganglienzellplexus zu einer medianen Annäherung (event. Vereinigung) gelangt und bildet so den Bauchstrang, während der vor der (sekundären) Mundöffnung liegende Teil des Plexus zum Gehirn wird.

Soweit glauben wir uns der SEDGWICKschen Hypothese durchaus anschließen zu müssen. Die Annahme, daß eine einfache Hohltierform von der ursprünglichen festsitzenden Lebensweise zum Kriechen auf der Mundscheibe übergegangen sei, entbehrt auch unter den heute lebenden Anthozoen nicht der Analogien und ist im stande, die wesentlichsten Züge im Organisationsplan der Artikulaten zu erklären. Sie wird zudem durch ontogenetische Befunde gestützt, welche lehren, daß die ventral gelagerten Körperöffnungen (Mund und After) des Annelids hervorgehen aus den beiden Ecken des langgestreckten, in der Mitte (also entlang der späteren Bauchseite) zum Verschluß gelangenden Blastoporusschlitzes. Eine Andeutung dieser Nahtlinie ist nicht nur bei Protodrilus in Gestalt der Bauchfurche (vergl. auch Neomenia!), sondern auch bei anderen Anneliden (z. B. Sigalion) in Form ventral einspringender cuticularer Leisten erhalten. Von diesem Gesichtspunkt aus ist ferner der Bauplan des Zentral-

1) On the origin of metameric segmentation and some other morphological questions. Quart. Journ. Mic., Sci. N. Ser. Vol. XXIV, 1884.

nervensystems leicht zu verstehen. Aus Gründen der unmittelbaren Zweckdienlichkeit dürfte die Konzentration aller zelligen nervösen Elemente im Bauchstrang nicht zu erklären sein; historische sind maßgebend. Durch neuere Arbeiten[1]) haben wir die Verteilung der nervösen Elemente im Körper der festsitzenden Cölenteraten genauer kennen gelernt. Bei Hydro- wie bei Skyphopolypen erwies sich der Plexus der Mundscheibe gewissermaßen als Zentralorgan. Es ist klar, daß diese Bedeutnng nach der Verwachsung der Urmundlippen auf den Plexus der Ventralseite des wurmförmigen Körpers übergehen und so, nach dem mehr oder weniger vollständigen Schwund der Bauchfurche, zur Bildung eines medianen Bauchmarkes führen mußte. Man könnte diese Vergleichung sogar vom Zentralorgan auf die von hier zur Muskulatur ziehenden peripheren „Bahnen" mit ähnlichem Erfolge ausdehnen; doch würde das hier zu weit führen.

Die weiteren Kombinationen Sedgwicks — soweit sie auf die Erklärung der Metamerie abzielen, für uns die wichtigsten — besitzen in geringerem Grade den Charakter hoher Wahrscheinlichkeit. Es soll die Cyklomerie der Skyphozoen nach der Veränderung der Achsenorientierung übergehen in die Metamerie der Bilaterien, radiär geordnete Darmtaschen sollen sich verselbständigen und in metamere Enterocölblasen verwandeln. Es wäre also die Metamerie nicht erst bei wurmartigen Tieren entstanden, sondern sie wird, als radiäre Gliederung schon bei polypoiden Formen vorgebildet, von diesen als gegeben übernommen und nur den neuen Symmetrieverhältnissen angepaßt. Nun bestehen aber bemerkenswerte Unterschiede in der Art, wie die Darmtaschen der Skyphozoen und die Cölomkammern der Anneliden sich bilden. Sicher ist, daß die letzteren ontogenetisch nicht auf Enterocölbildungen zurückzuführen sind und daß sie keine Beziehungen zu der Vermehrungsart der Gastraldivertikel durch Interkalation aufweisen. Dazu kommt, daß letztere meist der Zahl nach fixiert, die Segmente der Anneliden aber keinen Anklang an die numerischen Gesetze jener zeigen, und daß zudem die unpaaren Gastraltaschen in der Richtung der Symmetrieebene unbequem im Wege stehen, (denn das unpaare „Kopfcölom" vieler Anneliden ist doch sicher am wenigsten ein Enterocöl).

Besteht aber unsere Annahme zu Recht, daß der weibliche Genitalapparat von Gordius — ein Gonocöl, das höchst wahr-

---

1) Vergl. u. a. M. Wolff, Das Nervensystem der polypoiden Hydrozoa und Scyphozoa. Zeitschr. f. allg. Phys., Bd. III, 1903.

scheinlich ontogenetisch und phylogenetisch als Ganzes durch eine Enterocölbildung entstanden ist — den ursprünglichen Zustand dieses Organs bei den segmentierten Würmern repräsentiert, so kann deren Metamerie unmöglich an eine schon vollendete Cyklomerie anknüpfen; höchstens dürfte man zugeben, daß die Lokalisation der Keimstätten in bestimmten Radien bei Anthozoen Beziehungen zu jener in bestimmten Transversalebenen bei den Würmern hat; doch ist andererseits nicht auszuschließen, daß sich bei den letzteren die lokalisierte aus der diffusen Keimzellenentstehung selbständig herausgebildet hat, nun aber unter dem Einfluß einer grundverschiedenen Achsenorientierung.

Fassen wir kurz zusammen, was wir nach den vorstehenden Ausführungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Gordiiden und die Bedeutung der letzteren für das phylogenetische Verständnis der Annelidenorganisation mit Sicherheit behaupten können, so gelangen wir zu folgenden Sätzen:

1) Die Gordiiden erweisen sich auf Grund ihres Gesamtbauplanes, sowie ihrer Gewebsstrukturen als nahe Verwandte der Anneliden, mit denen sie den Ursprung gemein haben; in vielen Punkten schließen sie sich der hypothetischen gemeinsamen Ahnenform (vgl. p. 78) enger an als diese; die Organisation der Gordiiden liefert den Schlüssel zum Verständnis insbesondere des Cölom- und Genitalsystems der Anneliden.

2) Die Organisation der Gordiiden schließt eine Ableitung derselben von Plathelminthen oder Trochozoen aus, fügt sich dagegen sehr wohl einer Angliederung an skyphozoenartige Ahnenformen, ungefähr in dem Sinne, wie dies in der SEDGWICKschen Hypothese für die Anneliden gedacht ist.

3) Von der Plathelminthentheorie halten wir den Grundgedanken fest, daß die echte (totale) Segmentation aus der „Pseudometamerie" (und zwar der Gonomerie) hervorgegangen sei. Diese entstand zuerst bei den gemeinsamen wurmförmigen Vorläufern der Gordiiden und der freilebenden Anneliden — ob unabhängig oder in direkten Beziehungen zu den cyklomeren Keimstätten der Skyphozoen, bleibt dahingestellt; in Abhängigkeit von der Gonomerie bildet sich die Segmentierung des Mesoderms aus; Neuromerie und äußere Segmentierung sind als „lokomotorische Gliederung" zu betrachten.

Berlin, im November 1904.

Verzeichnis der im speziellen Teil benutzten Schriften.

(Die mit * bezeichneten Publikationen haben nicht im Original vorgelegen.)

Berthold, Ueber den Bau des Wasserkalbes. Abhdlg. d. Königl. Gesellsch. Göttingen, Bd. I.

Brandes, G., Das Nervensystem der als Nemathelminthen zusammengefaßten Wurmtypen. Abhdlg. Nat. Gesellsch. Halle, Bd. XXI, 1899.

Bütschli, O., Gibt es Holomyarier? Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXIII, 1873.

Camerano, L., Ricerche intorno alla anatomia ed istologia dei Gordii, 1888.

*— Sull' integumento dei Gordius. Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Torino, T. IV, 1889.

*— I primi momenti della evoluzione dei Gordii. Mem. Reale Accad. Scienze Torino, Ser. 2, T. XL, 1889.

*— Ricerche intorno al parasitismo ed allo sviluppo del Gordius pustulosus. Atti Accad. Scienze Torino, 1892.

— Monografia dei Gordii. Mem. Accad. Reale Scienze Torino, Anno 1896—97, (2) T. XLVII, 1897.

Dujardin, Sur le Mermis et les Gordius. Ann. des Sciences nat., Sér. 2, T. XVIII, 1842.

Grenacher, Zur Anatomie der Gattung Gordius. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XVIII, 1868, p. 322—344.

— Ueber die Muskelelemente von Gordius. Ebenda, Bd. XIX, 1869, p. 287—88.

Hertwig, O. u. R., Die Cölomtheorie. Jen. Zeitschr. f. Nat., Bd. XV, 1882.

Leydig, F., Haben die Nematoden ein Nervensystem? Arch. f. Anat. u. Physiol. (Reichert-Du Bois Reymond), 1861.

Linstow, O. v., Helminthologica. Arch. f. Naturgesch., 1877.

— Ueber die Entwickelungsgeschichte und Anatomie von Gordius tolosanus. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXIV, 1889. Mit Nachtrag, ebenda p. 390.

— Weitere Beobachtungen an Gordius tolosanus und Mermis. Ebenda, Bd. XXXVII, 1891.

— Zur Systematik der Nematoden. Ebenda, Bd. XLVII, 1897.

— Helminthologische Beobachtungen. Zur Entwickelungsgeschichte von Gordius aquaticus Gmel. Arch. mikr. Anat., Bd. LI, 1898.

Meissner, G., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gordiaceen. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. VII, 1856.

Michel, A., De l'existence d'un véritable épiderme cellulaire chez les Nématodes et spécialement les Gordiens. C. R. Acad. Sc. Paris, T. CVII, 1888.

*— Sur l'épiderme des Gordius. Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Torino, T. IV, 1889.

Montgomery, Thos. H., The adult organisation of Paragordius varius Leidy. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. XVIII, 1903.

Rauther, M., Das Cerebralganglion und die Leibeshöhle der Gordiiden. Zool. Anz., Bd. XXVII, 1904.

Roemer, Fr., Beiträge zur Systematik der Gordiiden. Abhdlg. d. Senckenberg. naturf. Ges., Bd. XXIII, H. 2, 1896.

Rohde, E., Muskel und Nerv. III. Gordius. Zoolog. Beiträge (Schneider-Rohde), Bd. III, 1892.

— Gibt es Holomyarier? Sitzgsber. K. Akad. Wiss. Berlin, 1892.

Schneider, A., Monographie der Nematoden, Berlin 1866.

— Noch ein Wort über die Muskeln der Nematoden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XIX, 1869.

Thiele, J., Zur Cölomfrage. Zool. Anz., Bd. XXIV, 1902.

Tretiakow, D., Trav. Soc. Imp. Natur. St. Pétersbourg, T. XXXII, Livr. I. Comptes rendus des séances, No. 1, 1901 (russisch). Ref. im Zool. Centralbl., Bd. X, 1903. (Entwickelung von Gordius.)

Vejdovský, F., Zur Morphologie der Gordiiden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLIII, 1886.

— Studien über Gordiiden. Ebenda, Bd. XLVI, 1888.

— Organogenie der Gordiiden. (Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Metamorphose u. Biologie d. Zelle.) Ebenda, Bd. LVII, 1894.

— Bemerkungen zu den Gordiidenarbeiten v. Linstows. Zool. Anz. Bd. XXI, 1898.

Villot, A., Monographie des Dragonneaux. Arch. de Zool. exp. et gén., T. III, 1874.

— Nouvelles recherches sur l'organisation et le développement des Gordiens. Ann. Sc. nat. Sér. 6, Zool., T. XI, 1881.

— Revision des Gordiens. Ann. Sc. nat., Zool., Sèr. 7 T. I, 1886.

— Sur l'anatomie des Gordiens. Ebenda, Sér. 7, T. II, 1887.

— Sur l'hypoderme et le système nerveux périphérique des Gordiens. C. R. de l'Acad. des Sc., T. CVIII, 1889.

— Sur la signification histologique, le mode de formation et l'usage de la cavité périintestinale des Gordiens. Ebenda, 1889.

— Sur l'ovogénèse, la structure de l'ovaire et la régression du parenchyme des Gordiens. Ebenda, T. CIX, 1889.

— Evolution des Gordiens. Ann. Sc. nat., Zool., (7) T. XI, 1891.

*— Le polymorphisme des Gordiens. C. R. Assoc. Franç. Ac. Sc. 23. Sess., 1895.

Ziegler, H. E., Ueber den gegenwärtigen Stand der Cölomfrage. Vhdlg. d. Deutsch. Zool. Ges., 1898.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen:

bm Bauchmark
cut Cuticula, *e* äußere, *i* innere
ep Epidermis
gl.f Gliafasern
gl.z Gliazelle (Kern)
int Darm
k Kern
l.m Längsmuskulatur
m.f Muskelfibrille
n.z Ganglienzelle
par Parenchym (Zellkörper)
s.b Sinnesborste
s.z Sinneszelle

Tafel I (Fig. 1—17).

Cuticula; Epidermis; Nervensystem.

Fig. 1. Gordius aquaticus ♂ (Alkohol), Flächenpräparat der Cuticula zur Erläuterung des Faserverlaufs. Vergr. 820 fach. *r* Rhombus, *z* helle Zwischenstreifen.

Fig. 2. Gordius aquaticus ♂ (Alkohol), Querschnitt der Cuticula parallel der Richtung des einen Fasersystems. Vergr. 1350 fach. *b.k* Basalkörnerreihe, *l* längs-, *q* quergetroffene Cuticularfasern; in letzteren sind dunklere Körner sichtbar.

Fig. 3a. Gordius tolosanus ♀, Flächenpräparat der Cuticula in Glycerin: äußere Oberfläche bei ganz hoher Einstellung. Vergr. 1350 fach. *a* „Areolen", *i* interareoläre Felder, *h* Cuticularhärchen, *s.b* Sinnesborste in der Aufsicht.

Fig. 3b. Gordius tolosanus ♀, dasselbe. Leitz, Obj. 7, Zeichenok. Bezeichnungen wie bei der vorigen Figur. *a'* „große Areolen", *p* Porenkanal bei hoher, *p'* bei tieferer Einstellung.

Fig. 4. Gordius tolosanus ♀, Querschnitt der Cuticula in Glycerin: zeigt die Basalkörnerschicht (*b.k*) mit fibrillären Fortsätzen in die Areolarsubstanz (*a*). Vergr. 800 fach.

Fig. 5. Gordius tolosanus ♀, Querschnitt der Cuticula (Eisenhämatoxylin). *ch* körnerartige Kreuzungspunkte des Fibrillengerüstes der inneren Cuticula. Die Epidermis (*ep*) ist distal durch eine Körnerreihe (s. Text, p. 10) begrenzt. Die übrigen Bezeichnungen wie in den vorhergehenden Figuren. Vergr. 1350 fach.

Fig. 6. Gordius tolosanus ♂, Papillen des äußeren zirkanalen Kranzes; auf Fig. 6b *s* Sekret. Vergr. 700 fach.

Fig. 7. Gordius aquaticus ♂, Epithelzellen aus der Kopfkalotte in schrägem Flächenschnitt zur Demonstration der Zellbrücken. Gegen *b* hin ist der Schnitt der Basis, gegen *a* der Zelloberfläche genähert. Vergr. 1200 fach.

Fig. 8. Gordius tolosanus ♀, Epidermiszellen im Flächenschnitt (oberflächlich). *d.z* Deckzellen, *s.l* dunkel markierte Zellgrenzen (Schlußleisten?), *s.z* Sinneszellen. Leitz, Immers. $^1/_{12}$, Zeichenok.

Fig. 9. Gordius aquaticus ♂, Epithelzellen vom Hinterende. *st.f* Stützfibrillen, *g* bindegewebige Grundsubstanz. Vergr. 1200 fach.

Fig. 10. Gordius tolosanus ♂, „große Areole" mit Kanalporus. Leitz, Immers. $^1/_{12}$, Zeichenok.

Fig. 11. Gordius tolosanus ♂, Tastpapilllen aus der Kloakengegend, a im Längsschnitt, b Doppelpapille, c Querschnitte. Vergr. 800 fach.

Fig. 12. Gordius tolosanus ♀, Tastborste mit zugehöriger Sinneszelle. Leitz, Immers. $^1/_{12}$, Zeichenok.

Fig. 13. Gordius aquaticus ♂, Sinnesorgan (Geruchsorgan?). *k'* Hüllzellenkern. Leitz, Immers. $^1/_{12}$, Zeichenok.

Fig. 14. Gordius aquaticus ♂, Stütz- und Sinneszellen vom hypodermalen Nervenstreifen der rechten Schwanzgabel. *k* Kerne der epithelialen Stützzellen, *g.b* Genitalpapillen. Leitz, Immers. $^1/_{12}$, Zeichenok.

Fig. 15. Gordius tolosanus ♂, Frontalschnitt durch das Kopfende. *n.z* zelliger Mantel des Cerebralganglions (*c.g*), *o* Mundöffnung, *oes* Schlund, *s.z* Sinnesepithel der Kopfkalotte. Vergr. 260 fach.

Fig. 16. Gordius tolosanus ♀, Kopfende im Querschnitt. Bezeichnungen wie in der vorigen Figur. Vergr. 320 fach.

Fig. 17. Gordius aquaticus ♂, Basis der Neurallamelle mit austretenden Nervenfasern (*n.f*) in der flächenhaft getroffenen Epidermis. Vergr. 1300 fach.

Tafel II (Fig. 18—23).

Nervensystem.

Fig. 18. Gordius aquaticus ♂, Sagittalschnitt durch das Kopfende. *int* Anschnitt des Darmrudiments, *s.z* Sinneszellen der Kopfkalotte, *st.z* Stützzellen, *n.z* zelliger Teil des Cerebralganglions, bzw. des Bauchmarkes (*bm*), *n.z'* „Riesenzellen", der Rückseite der zentralen Fasermasse (*z.f*) angelagert, *z.z.* zentrale Ganglienzellen. Vergr. 320 fach.

Fig. 19. Gordius aquaticus ♂, Querschnitt durch das Cerebralganglion in der durch den Pfeil auf Fig. 18 bezeichneten Höhe. Bezeichnungen wie in der vorigen Figur. Dieselbe Vergr.

Fig. 20. Gordius aquaticus, Sagittalschnitt durch das Bauchmark und die Neurallamelle. *gl.f* quer- und schräggetroffene Gliafasern der Neurallamelle; zwischen ihnen verlaufen (in der Schnittebene) die Achsencylinder der Ganglienzellen (*n.z*) des Bauchmarkes; *h.n* hypodermaler Längsnerv, *k* Kerne der epithelialen Stützzellen, *l.f* longitudinale, *q.f* transversale Faserzüge. Die dunkler hervorgehobenen Fasern sind Gliafasern, sie bezeichnen jedoch auch die Richtung der nervösen Fasern. Vergr. 500 fach.

Fig. 21. Gordius aquaticus ♂, Frontalschnitt der Stützlamelle aus dem vorderen Körperabschnitt. *ax* Achsencylinder, *n.z* in die Stützlamelle verlagerte Ganglienzellen, *gl.f* quer- bezw. längsgetroffene Gliafasern. Vergr. 1300 fach.

Fig. 22. Gordius aquaticus, Frontalschnitt des Bauchmarkes. *n.z* Ganglienzellen, *n.z'* „Riesenzellen", *l.f* longitudinale Faserzüge. Zwischen den Zellen bemerkt man das sie umspinnende Glianetz mit seinen Stützfasern. Der Schnitt ist in der Höhe der medialen Zellgruppe geführt. Vergr. 1000 fach.

Fig. 23. Gordius aquaticus, Querschnitt des Bauchmarkes. *gl.s* Gliasepten, *gl.z* Kerne der Gliazellen, *n.z* mediale, *n.z'* laterale Ganglienzellgruppen, *n.l* Neurallamelle, *n.f* periphere Nerven- und Gliafasern, *h.n* Gliafasern des hypodermalen Längsnerven; Parenchym (*par*) und Muskulatur (*m*) schematisch. Vergr. 700 fach.

Tafel III (Fig. 24—31).

Genitalsystem.

Fig. 24. Gordius aquaticus ♂, admedianer Sagittalschnitt durch das Hinterende; der rechte Samensack ist längsgetroffen, der Darm (an zwei Stellen angeschnitten) und die Schwanzgabelhälfte der Gegenseite sind nach den benachbarten Schnitten eingetragen. *cl.g* Anschnitt der kaudalen Bauchstrangverdickung (sog. Kloakalganglion), *cl* Kloakenmündung, *p.f* postkloakale („halbmondförmige") Cuticularleiste, *s.s* Samensack, *v.d* Vas deferens, *s.g* linker Schwanzgabelast, *cl.m* Kloakenmuskulatur, *int.s* Darmsinus. Vergr. 100 fach.

Fig. 25. Gordius aquaticus ♂, Querschnitte durch die Kloakenregion; a die inneren Stomata der Samenleiter (*v.d'*), b (halbschematisch) die Mündungen der Samenleiter (*v.d*) in die Kloake (*cl*) treffend, *b.m* kaudale Gabeläste des Bauchmarkes (ihre Verbindung mit der Kaudalanschwellung ist auf Fig. 25a angedeutet), *s.z* Sinnesepithel. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 24. Vergr. 130 fach.

Fig. 26. Gordius tolosanus ♂, Spermatosomen aus der Mitte des Samensackes; a—c ausgebildete, d unreife Spermatide; *k* Spermakern, dahinter das Centrosoma. Leitz, Immers. $^{1}/_{12}$, Ok. 3.

Fig. 27. Gordius tolosanus ♀, medianer Sagittalschnitt durch das Hinterende. *a* Kloakenöffnung, *b.m* kaudales Bauchmarkende, *cl* Kloake, *atr* Atrium, *int.s* Darmsinus, *ovd* Ovidukt, *ov.l* Ovariallängsgang (nach benachbarten Schnitten schematisch eingetragen), *rec.s* Receptaculum seminis, *ut* Uterus. Vergr. 100 fach.

Fig. 28. Gordius tolosanus ♀. Zellen des (wandständigen) Uterusepithels. Leitz, Immers. $^{1}/_{12}$, Ok. 3.

Fig. 29. Gordius tolosanus ♀, Atriumepithel; Drüsentubuli bei a im Längsschnitt, bei b im Querschnitt. *f* Fortsätze der Epithelzellen zur Basis, *m* längs- und quergetroffene Muskelzellen der parenchymatösen Wandung, *par* normale Parenchymzellen, *gr* Grundsubstanz. Vergr. 760 fach.

Fig. 30. Gordius tolosanus ♀, Querschnitt aus der hinteren Körperregion. *d.s* Rückenkanal, *div* Ovarialdivertikel, *int.s* Darmsinus, *ov.l* Ovariallängsgang, *o.s* Ovarialsinus, *rec.s* Receptaculum seminis. Vergr. 130fach.

Fig. 31. Gordius aquaticus ♀, Blutzelle aus dem vorderen Teile des Darmsinus. Vergr. 2000fach.

Tafel IV (Fig. 32—40).

Muskulatur; Parenchym; Darm.

Fig. 32. Gordius tolosanus ♂, Muskelzelle aus dem vorderen Körperabschnitt, durch Kalilauge isoliert. Vergr. 80fach.

Fig. 33. Gordius tolosanus ♂, Längsmuskelzellen im Querschnitt. *gr* bindegewebige Grundsubstauz, *m* Membran der Muskelzellen (Sarkolemma), *pl* Sarkoplasma. Leitz, Immers. $^1/_{12}$, Zeichenok.

Fig. 34. Gordius tolosanus ♂, *ki* Kittsubstanz, *m.f* Myofibrillen; die übrigen Bezeichnungen wie in der vorigen Figur. Vergr. 2500fach.

Fig. 35. Gordius aquaticus ♀, Muskelzelle im Längsschnitt. Vergr. 750fach.

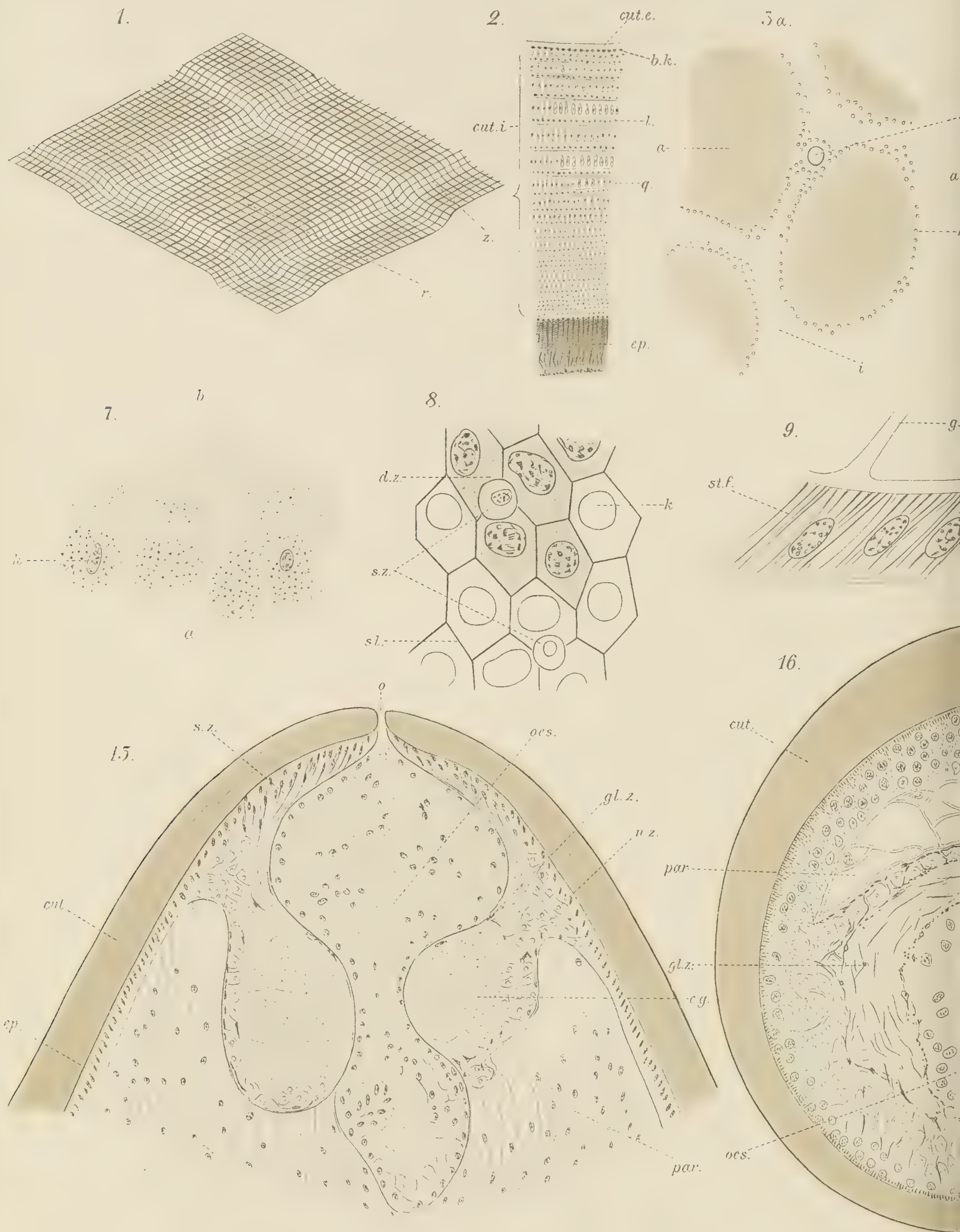
Fig. 36. Gordius tolosanus ♂, bindegewebige Grundsubstanz mit fein fibrillärer Struktur (*gr*). *pl* flächenhafter Anschnitt der Parenchymzellwand (s. Text); *l* feine Grenzkontur zwischen der Grundsubstanz des Parenchyms und der Muskulatur. Vergr. 3000fach.

Fig. 37. Gordius tolosanus ♀, frontaler Längschnitt, Darmepithel (*int*) mit zirkulären Muskelfibrillen (*m.f*). *k'* Darmzellenkern, *b* Basalmembran, *gr* bindegewebige Grundsubstanz, *pl* Protoplasma der Parenchymzellen. Vergr. 1500fach.

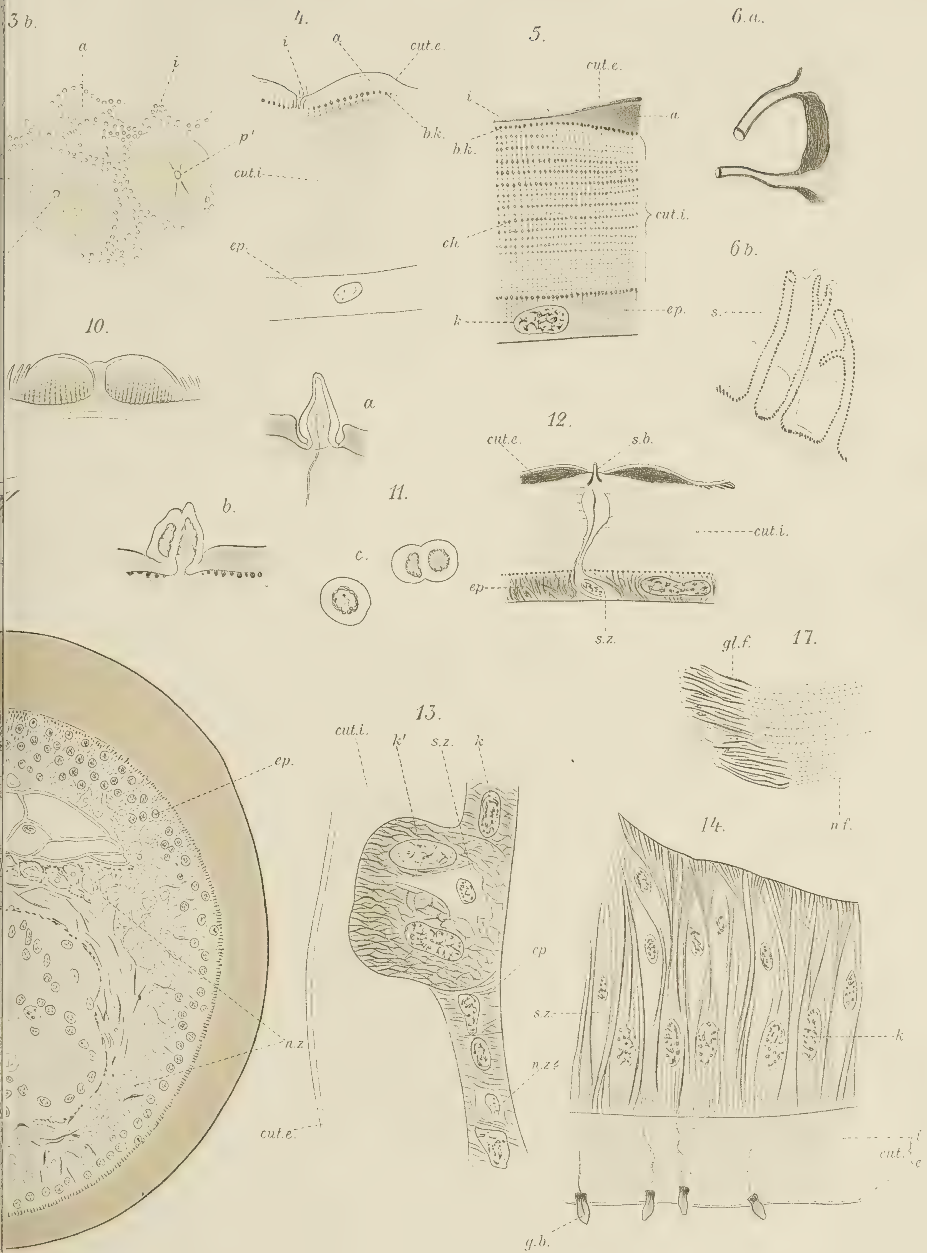
Fig. 38. Gordius tolosanus ♂, Darmquerschnitt aus der vorderen Region. Bezeichnungen wie in der vorigen Figur. Leitz, Obj. 7, Zeichenok.

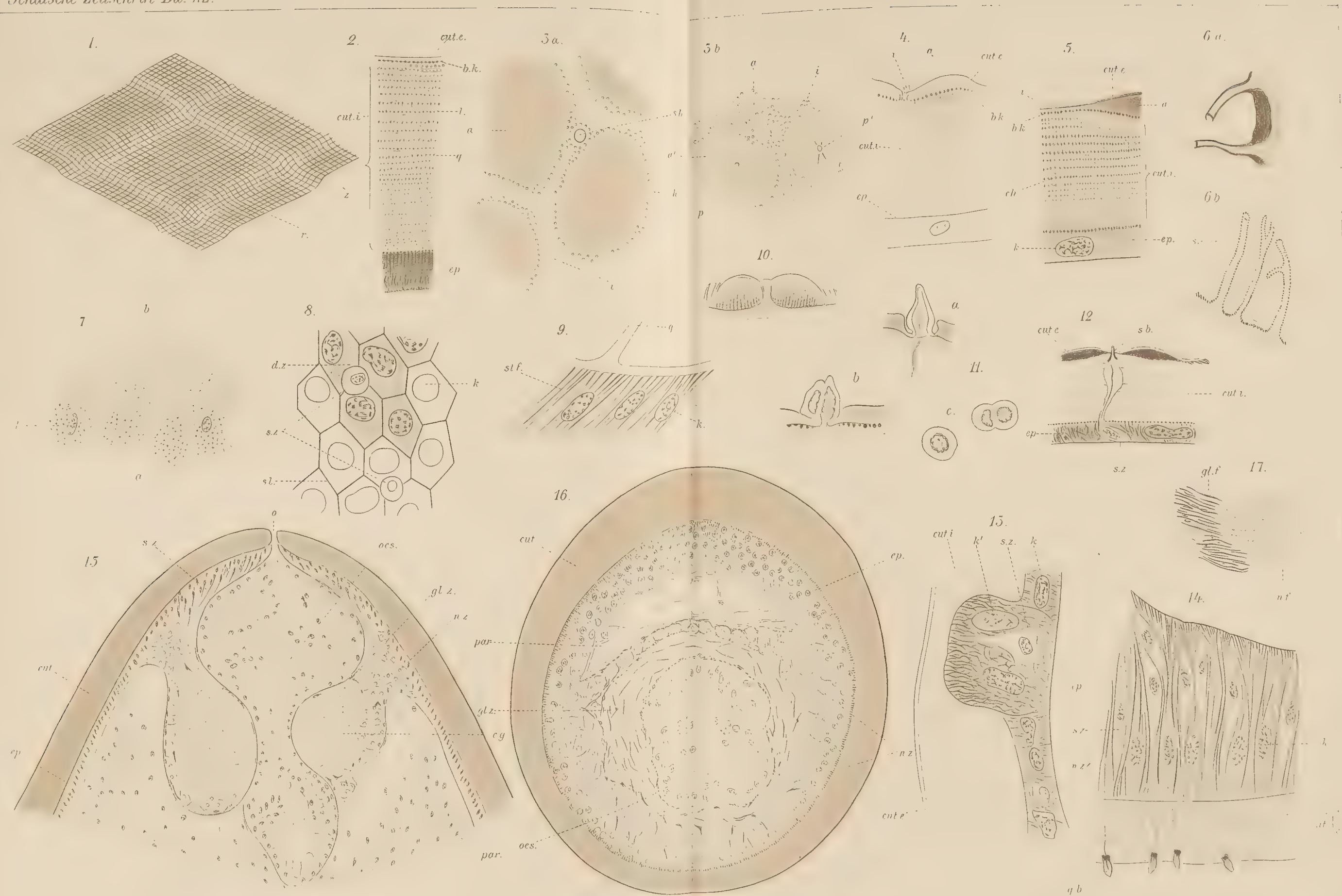
Fig. 39. Gordius tolosanus ♀, Darmepithelzellen aus der hinteren Körperregion. Leitz, Immers. $^1/_{12}$, Ok. 3.

Fig. 40. Gordius tolosanus ♀, Darmepithelzellen, etwas weiter oralwärts als die vorigen, mit Sekrethöfen. Leitz, Immers. $^1/_{12}$, Ok. 3.



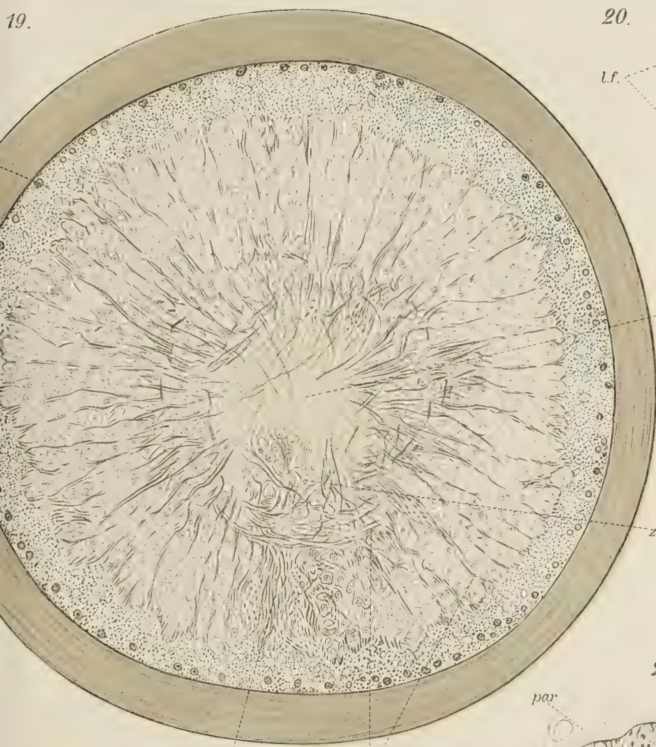
Ranther gez.
Verl. v. Gustav


3 b.
a
i
p'
4.
i
a
cut.e.
b.k.
cut.i.
ep.
5.
cut.e.
i
a
b.k.
cut.i.
ch.
k
ep.
6.a.
6 b.
s.
10.
a
b.
11.
c.
12.
cut.e.
s.b.
cut.i.
ep.
s.z.
17.
gl.f.
n f.
13.
cut.i.
k'
s.z.
k
ep.
cp
n.z
n.z
cut.e.
14.
s.z.
k
cut.
g.b.




18.
n.z.
z.f.
ep.
par.'
par.
ep.
int.
n.z.
s.z.
n.z.'
cut
st.z.
s.z.
b.m.
z.z.
n.z.
21.
a.x.
s.b.
cut.
n z.
gl.f.
l.f.

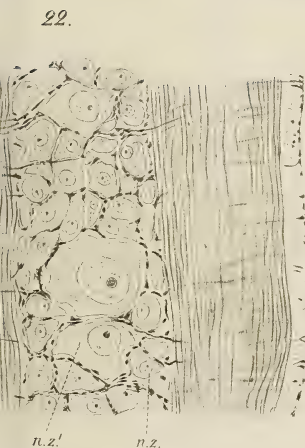
19.



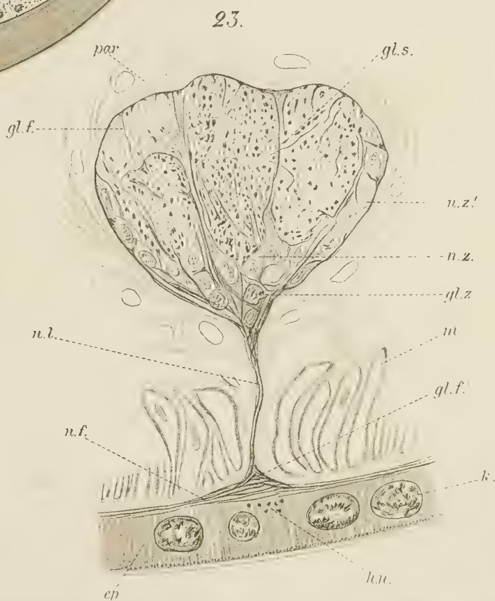
20.



22.

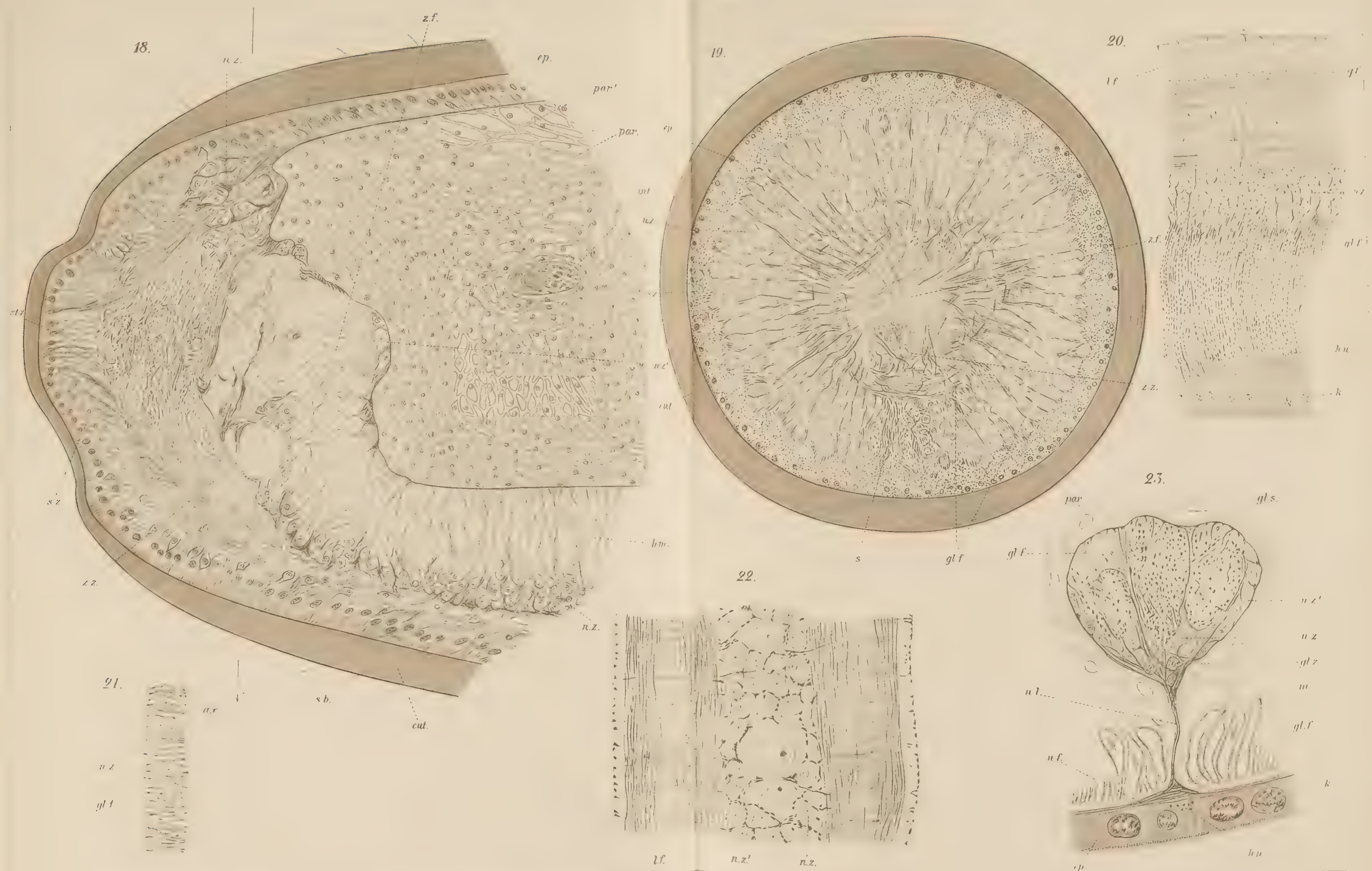


23.



her, Jena.

Lith. Anst. v. J. Arndt, Jena.



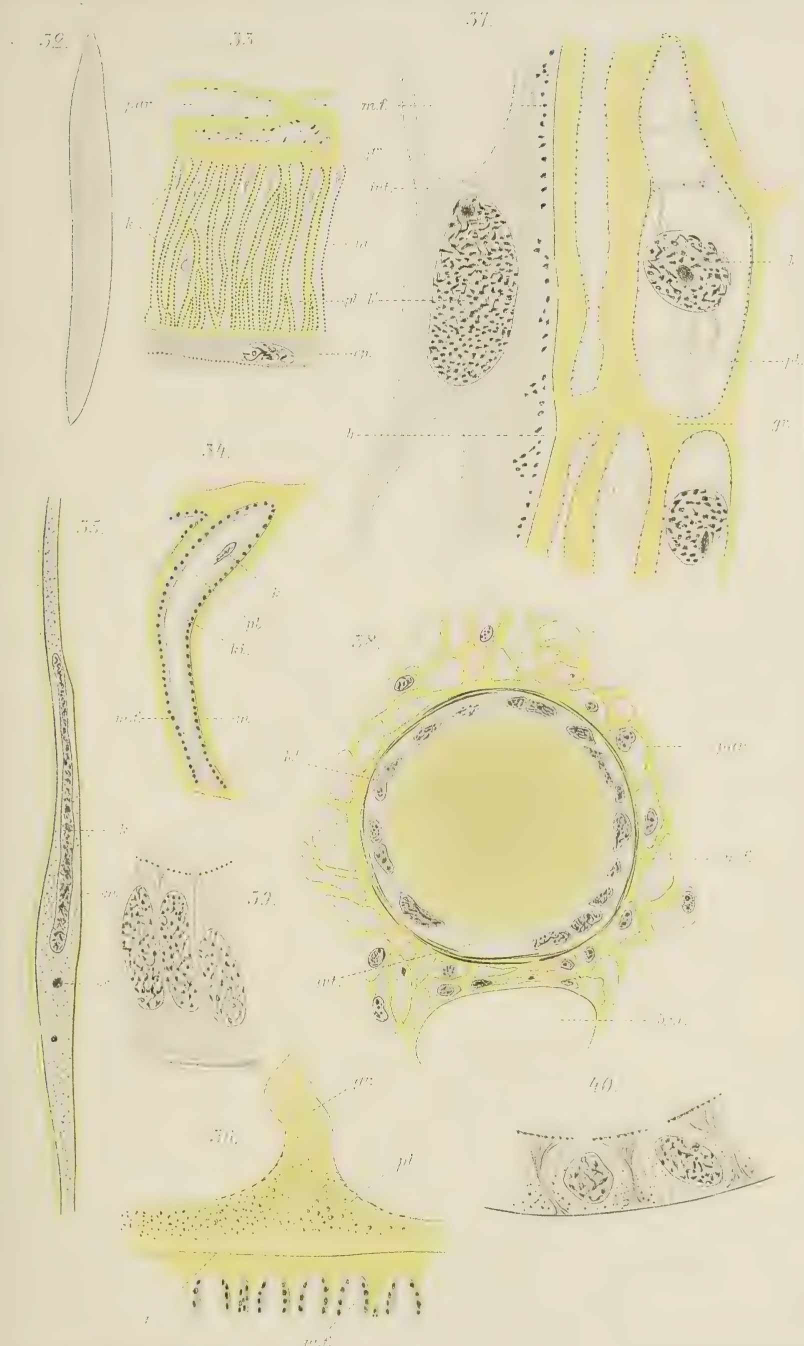
Rauther gez. Verl. v. Gustav Fischer, Jena. Lith. Anst. v. J. Arndt, Jena.


24.
s.s.
par.
l.m.
cp.
cut.
int.s
int.
cl.m.
cl.g.
vd.
cl.
25.a
a.
b
p.f.
26.
cut.
cp.
sg.
d.
c.
l.m.
25.b
par
cl.m
int
s.s.
l.m.
par.
cp.
s.s.
v.d
v.d'
cl.
cl.m.
cut.
s.z.
bm
s.c.

Verl v G


par.
or.l.
ut.
l.m.
ep.
cl
a
atr
int.
b.m.
rec.s.
int.s.
ovd
b.m'
s z.
a
f
31
k
par
30.
d.s
or.l
gr
o.s
cl.m
m.
div.
28.
k
cl.g.
int.s.
rec.s.
par
int.
cut.
b.m.
ep


24.
25a
25b
26.
27.
28
29
30
31



Rauther gez. Verl. v. Gustav Fischer, Jena. Lith. Anst. v. J. Arndt, Jena.

Die Entwickelung und Metamorphose des Geruchsorganes von Petromyzon und seine Bedeutung für die vergleichende Anatomie des Geruchsorganes.

Von

Dr. med. **Wilhelm Lubosch**,
Privatdozenten und Assistenten am anatomischen Institut der Universität Jena.

Hierzu Tafel V und VI und 14 Figuren im Text.

Einleitung.

Während das Geruchsorgan der Neunaugenlarve anerkanntermaßen eine paarige Bildung ist, ist man gegenwärtig gezwungen, anzunehmen, daß sich durch die Metamorphose daraus ein unpaariger, vielfach gekammerter Riechsack entwickelt. Zwar bestehen Angaben über das Prädominieren einer mittleren Falte, wodurch auch im definitiven Zustande der paarige Bau noch angedeutet sein solle; indes hat diese Angabe Widerspruch erfahren und ist auch so wenig präzise, daß sie keine allgemeine Geltung erlangt hat. Noch immer betrachtet man daher das Geruchsorgan der erwachsenen Petromyzonten, trotz seiner paarigen Riechnerven, als ein unpaariges Organ, das diese seine Eigentümlichkeit durch die Verlagerung in die Tiefe erlangt habe. Da sich nun aber auch das paarige Riechsäckchen der Larve wiederum aus einer primitiven unpaarigen Anlage differenziert, so ergibt sich für die Auffassung der Petromyzonten als monorrhiner Tiere eine doppelte Begründung, je nachdem man mehr Wert auf das unpaarige Ausgangsstadium oder das unpaarige Endstadium legt. Nach der einen Auffassung wären die Petromyzonten primitiv monorrhine Tiere; das unpaare Geruchsorgan ihrer Vorfahren rekapituliere sich in der unpaaren Riechplakode (Kupffer, 94). Nach der anderen Auffassung, die das Endstadium mehr ins Auge faßt, würde es sich um Tiere handeln, die ein unpaariges Geruchsorgan in Anpassung an ihre Lebensweise erst sekundär erworben hätten (Gegenbaur, 98, p. 952). Hierbei wird also für die unmittelbaren Vorfahren der Petromyzonten ein paariger Zustand

vorausgesetzt, wobei es absichtlich völlig unentschieden bleibt, ob dieser paarige aus einem noch älteren unpaarigen ableitbar sei.

Abgesehen von diesen Erwägungen aber wird, wenn man im systematischen Sinne von „Monorrhinie“ spricht, ein dritter Umstand, vielleicht sogar dieser ausschließlich, zur Begründung herangezogen: das ist die unpaarige Eingangsöffnung oben auf dem Kopfe des Tieres. Mit Recht wird die Systematik, ganz unabhängig vom Bau und der Entwickelung der Regio olfactoria im engeren Sinne, auf Grund des unpaarigen Nasenloches die Petromyzonten als monorrhine Tiere bezeichnen können, nur darf nicht vergessen werden, daß die Beziehungen des Nasenganges zur Regio olfactoria durchaus unklar sind. Es ist noch fraglich, ob der Nasengaumengang nur ein Hülfsapparat des Riechorganes ist (Gegenbaur), oder ob ihm auch unabhängig vom Riechorgan eine morphologische Bedeutung zukommt (Kupffer). Dies ist wichtig, weil, wenn man streng wissenschaftlich vorgehen will, nach der Kupfferschen Auffassung z. B. die äußere Mündung mit der „Nase“ nichts zu tun hätte, deren Mündung vielmehr in der Tiefe des Ganges auf seiner dorsalen Seite gelegen wäre.

Wie ersichtlich, ergeben sich also für jegliche weitere Untersuchung des Geruchsorganes drei wesentlich voneinander verschiedene Aufgaben. Die erste hat die Untersuchung der bereits von Kupffer beschriebenen ersten Entwickelungsvorgänge, sowie die Beziehungen der ersten Anlage zum Neuroporus als Gegenstand. Eine zweite Aufgabe ist es, den Modus festzustellen, durch den sich das paarige Geruchsorgan der Larve in den definitiven Zustand umbildet, um prüfen zu können, inwieweit auch im definitiven Stadium etwa der paarige Bau nachweisbar ist. Drittens schließlich kommen die Beziehungen des Riechorganes zum Nasengaumengang in Betracht.

Von diesen drei Aufgaben habe ich in der vorliegenden Arbeit im wesentlichen die beiden letzten behandelt. Es ließ sich nachweisen, daß zwischen gewissen Teilen des Nasengaumenganges und dem Riechepithel ein bisher übersehener wichtiger Zusammenhang besteht, der möglicherweise für die Beurteilung des Ganges einigen Wert hat. Es zeigte sich ferner, daß sich das larvale Geruchsorgan durch einen sehr auffälligen Modus in das Organ des Geschlechtstieres umwandelt, ohne im geringsten seinen paarigen Bau zu verlieren, so daß von einer „sekundären“ Monorrhinie bei Petromyzon nicht die Rede sein kann. Was hingegen die „primäre“ Monorrhinie anlangt, so konnte ich dem durch Kupffers Unter-

suchungen bekannt Gewordenen wenig Neues hinzufügen, also auch zu gewissen Kontroversen mich nicht äußern. Ueber die Beziehungen der unpaarigen Riechplakode zum Neuroporus habe ich bereits früher eine kurze Mitteilung gemacht; außerdem ist es eigentlich nur das Schicksal der unpaarigen Plakode, das ich genauer verfolgen konnte. Mangel an geeignetem Material machte eine Nachuntersuchung der KUPFFERschen Darstellung unmöglich, insbesondere konnte ich die so wesentliche Frage, wie und wo die ersten paarigen Riechplakoden auftreten, nicht beantworten. Hingegen konnte ich einige neuere Literaturangaben über diese Frage benutzen.

Es war ursprünglich meine Absicht, die spezielle Histologie des Geruchsorganes in all seinen Teilen zu schildern, insbesondere auch den feineren Bau der Riechschleimhaut. Nachdem aber vor kurzem die Untersuchungen von BALLOWITZ (04a) hierüber erschienen sind, werde ich nur einige, dort nicht berücksichtigte Befunde mit meiner Darstellung verbinden. Die Möglichkeit hierzu verdanke ich der Freundlichkeit meines Kollegen STAHR, der vor einiger Zeit das Geruchsorgan von Petromyzon nach der Methode von GOLGI bearbeitet hatte, ohne seine Beobachtungen daran zu veröffentlichen. Für meine gegenwärtigen Zwecke konnte ich seine Originalpräparate benutzen, wofür ich ihm besonders meinen Dank ausspreche.

Die Einteilung meiner Arbeit ergibt sich nach dem Gesagten von selbst. Ueber die ersten Entwickelungsvorgänge werde ich kurz hinweggehen, hingegen (I. Kapitel) ausführlich die Entstehung des larvalen Nasenseptums beschreiben. Außer den entwickelungsgeschichtlichen Arbeiten von DOHRN (83), SCOTT (82) und KUPFFER (94b) liegen hierzu die histologischen Arbeiten von POGOJEFF (88), CALBERLA (87), LANGERHANS (76) und KAENSCHE (89) vor. Die Entstehung des Septums ist bisher von keinem dieser Autoren beschrieben, noch weniger seine Bedeutung erkannt worden. Die Metamorphose (II. Kapitel) ist außer in einer Arbeit von BUJOUR (90/91, zitiert bei PETER, 02) von KAENSCHE geschildert worden. Auch hier ist in unseren Kenntnissen eine große Lücke, da KAENSCHE zwar betont hat, daß auch nach der Metamorphose der paarige Bau der Regio olfactoria bestehen bleibt, nicht aber den Modus der Metamorphose richtig beobachtet hat, dessen Kenntnis von allergrößter Wichtigkeit ist, weil sie uns in den Stand setzt, das Riechorgan von Petromyzon mit dem der Gnathostomen zu homologisieren. Eine weitere Lücke haben trotz der das Riech-

organ des Geschlechtstieres behandelnden Arbeiten von Pogojeff, Scott, Langerhans, Ballowitz unsere Kenntnisse in betreff der sogen. Anhangsdrüsen der Riechfalten oder, wie ich (04) sie genannt habe, der „follikulären Anhangsorgane“, auf deren Bedeutung ich gleichfalls im II. Kapitel eingehen werde. Schließlich werden die Frage der Monorrhinie und Amphirrhinie, diejenige nach der Bedeutung der Riechplakoden und die Beziehungen von Nase und Nasengaumengang im III. Kapitel besprochen werden.

Das Material (Petromyzon und Ammocoetes Planeri) verdanke ich, wie schon bei früheren Gelegenheiten, der Hauptsache nach Herrn F. Schikora in Haynau (Schlesien), dem ich auch hier wieder meinen herzlichsten Dank aussprechen möchte. Für Nachuntersuchungen bemerke ich, daß Tiere von 13,0—16,0 cm Länge, im August gefangen, die dankbarsten Objekte für das Studium der Metamorphose liefern. Fixiert wurden die Präparate mit geringen Ausnahmen in der trefflichen Zenkerschen Flüssigkeit. Geschnitten wurden Serien in verschiedener Richtung zu 10 μ Schnittdicke. Gefärbt wurde meist mit Hämalaun oder Hansenschem Hämatoxylin, verbunden damit häufig eine Eosinfärbung. Die Grundlage meiner Beschreibung bilden 28 Serien, deren jüngste durch eine 3,7 cm lange Larve, deren älteste durch das Riechorgan eines erwachsenen Tieres ging. Nicht eingerechnet sind die Serien durch junge Larven unter 1,0 cm Größe, sowie einige nur gelegentlich benutzte durch die Köpfe älterer Tiere.

I. Kapitel.

Die Entwickelung und der Bau des larvalen Geruchsorganes bis zum Beginn der Metamorphose.

Wie das Geruchsorgan später innige topographische Beziehungen zur Hypophysis zeigt, so sind beide Gebilde in ihrer Entwickelung voneinander untrennbar. Die Vorgänge, die zur Bildung der Riechsäcke und der Hypophyse führen, sind durch die Arbeiten von Kupffer (94b), Scott (82), Dohrn (83) und Calberla (87) ziemlich genau bekannt geworden. Man weiß, daß das Geruchsorgan in seiner ersten Anlage eine unpaarige Platte ist, die sich dort differenziert, wo das Ektoderm die letzte Beziehung zum Nervenrohr gehabt hat. Die Hypophysenanlage tritt dicht ventral davon auf, von der Riechplatte nur durch eine schmale Zwischenplatte geschieden und mit ihrer ersten Einsenkung gegen den Winkel gerichtet, den Gehirn- und Kopfdarm bilden. Die Anlagen beider

Organe senken sich in die Tiefe und werden bald zu Teilen eines Organkomplexes, der durch eine einheitliche Oeffnung nach außen mündet. Die Lage dieser Oeffnung ist ursprünglich ventral vor dem Stomadaeum gelegen; bald wird sie durch das Wachstum der Oberlippe auf die dorsale Seite des Kopfes verlagert. Die Hypophysenanlage wird zu einem längeren Kanal, dessen oft fast verschwindendes Lumen von Epithelzellen umgeben wird und blind in der Nähe des Infundibulums endigt.

Auch für die weitere Differenzierung des Geruchsorganes besteht insofern Einhelligkeit, als übereinstimmend erklärt wird, daß früher oder später der unpaarige Sack durch ein einwachsendes Septum zum paarigen Gebilde werde. Dies paarige Organ wird dann der Larve bis zur Metamorphose hin zugesprochen. Ueberblicken wir indes die bisherigen Untersuchungsergebnisse, so ist ein Punkt stets im Dunkeln geblieben, der nämlich, wie das Geruchsorgan aus dem unpaarigen in den paarigen Zustand übergeht. Die Entstehung des „Septums“ aber habe ich durch meine Untersuchungen als den bedeutsamsten Vorgang in der Genese des Riechorganes kennen gelernt, der weder von Calberla, noch Scott, noch Kupffer richtig erkannt worden ist.

Nach Calberla (p. 188) ist am 15.—16. Tage das Riechgrübchen durch einen flachen Wulst und einen vom oberen Rande ausgehenden Vorsprung in zwei Teile geteilt. Später „hängt von der Decke der Grube ein mit Epithel überzogenes häutiges Septum herab, das Lumen derselben in zwei Teile teilend“. Scott (p. 287) verlegt die Zweiteilung auf ein späteres Stadium, das von 1 cm langen Tieren. Hier soll eine mediane Verdickung auftreten, die den Hohlraum unvollkommen in seitliche Kammern teile. Bei Larven von 4,3 cm aber (p. 288) ist das Epithel dieser Verdickung dünner geworden als das die Kammern begrenzende, so daß ihr Charakter als Septum nun sehr deutlich gegeben ist.

Tiefer begründet Kupffer die Erscheinung des Septums. Schon frühzeitig nämlich läßt Kupffer mit der unpaaren Riechplatte zwei seitliche paarige Anlagen verschmelzen (95, p. 6—8). Hiernach ist das paarige Organ in dem aus drei Anlagen verschmolzenen unpaarigen Säckchen gleichsam schon präformiert enthalten. Die spätere Entfaltung des Septums verbraucht gerade das Material der unpaarigen Plakode, während sich die seitlichen Säcke der Hauptsache nach aus den lateralen paarigen Plakoden aufbauen. Schon bei einem 5 mm langen Ammocoetes unterscheiden sich nach Kupffer (95, p. 20, 31, Fig. 22) die seitlichen Wände vom

Grunde der Grube hinsichtlich ihres Epithels (also ähnlich wie Calberla). Auch den Zeitpunkt, in dem das Septum auftrete, gibt er ähnlich wie Scott als denjenigen an, auf dem die Larve 1,5 cm lang sei. Auch Kupffer gibt an (l. c. p. 22), daß das Septum bei weiterer Ausdehnung sein Epithel ändere; aus den pallisadenartigen Riechzellen werden niedrige Cylinderzellen. Die zitierten Darstellungen stimmen also darin überein, daß das Septum allmählich ein niedriges Cylinderepithel erhalte; aber in eben diesem einen Punkte bleiben sie auch jede Aufklärung auf die Frage schuldig, woher denn dieses Cylinderepithel stamme? Dieses ist die Hauptfrage. Abgesehen von Calberla, der überhaupt nur die Existenz des Cylinderepithels registriert, muß man nach den Worten von Scott und Kupffer schließen, daß sie eine Umwandlung des olfaktorischen in einfaches Cylinderepithel annehmen, eine Annahme, die sehr wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat, da wir uns ein Sinnesepithel auf einer bereits höheren Stufe der Differenzierung vorstellen, als integumentales Cylinderepithel. Ein direkter Beweis für die Unrichtigkeit jener Annahme wird durch die von mir beobachtete und bereits mitgeteilte Tatsache geliefert, daß das Cylinderpithel des Septums später der Mutterboden für junge Riechplakoden wird, daß es also selbst später erst jene Stufe der Differenzierung erreicht, von der es nach Scott und Kupffer als herabgestiegen gedacht werden müßte.

Es läßt sich nun nachweisen, daß das Epithel des Septums nichts anderes ist als die dorsale Wand des Hypophysenganges, die mit der fortschreitenden Vergrößerung des Geruchsorganes mehr und mehr mit ihm in Verbindung tritt. Für den Fall, daß der Nachweis dieses Vorganges zu führen sein wird, kann bereits jetzt betont werden, daß damit der dorsalen Wand des Hypophysenganges eine überaus wichtige Fähigkeit zugesprochen würde, die nämlich, Sinnesorgane aus sich zu bilden. Ich hoffe, zeigen zu können, daß sich dies so verhält und daß damit für die Beurteilung des Hypophysenganges ein wichtiges neues Moment geliefert wird.

Ich besitze zunächst eine große Anzahl von Serien in querer, sagittaler und horizontaler Richtung durch Ammocoeten bis zum 27. Tage ihrer Entwickelung. Ihre Länge beträgt 1,0—5,5 mm. Der Zeit, in der das Auftreten der paarigen Plakoden zu erwarten sein müßte, gehören nur 2—3 dieser Serien an. Hier, wo die Riechplatte noch frei im Ektoderm liegt, war es mir allerdings nicht möglich, diese seitlichen Anlagen zu sehen. Aber schon auf dem

jüngsten Stadium, das die Einstülpung zeigte, war deutlich zu erkennen, daß das winzige Säckchen lateral in zwei Zipfel ausgezogen war, während die mittlere dem Hirnboden anliegende Strecke gegen die Seitenteile sich leicht eingesenkt zeigte.

Diese Einsenkung der mittleren Zone wird immer deutlicher dadurch, daß die Seitenteile allein stärker auswachsen, und es kommt schon bei Larven vom 27. Tage zur deutlichen Ausbildung zweier Säckchen, die mit einer medianen Scheidewand aneinander stoßen. Bis zu einer Länge von etwa 4 cm hin ändert sich diese Anordnung nicht. Sie sei zunächst durch die folgende Textfig. 1 [1]) erläutert. Man sieht den Hypophysengang schräg in der Richtung von links oben nach rechts unten ziehen und sich dorsal zur Bildung der beiden Riechsäcke erweitern. Beide Säcke stoßen in einer medianen Wand zusammen, die in ganzer Ausdehnung Sinnesepithel trägt. Das Rohr des Nasengaumenganges ist nach Abspaltung der Riechsäcke bedeutend enger geworden, und man sieht seine dorsale Wand vorn mit einem spitzen Schnabel die untere Abgrenzung der medianen Lamelle bilden.



Fig. 1.

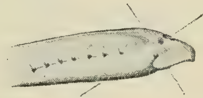


Fig. 2.

Bei der Betrachtung dieses Stadiums auf Schnitten ist, wie ich bereits in meinem Vortrage (04) betont habe, die Herstellung der günstigsten Schnittrichtung eine beachtenswerte Aufgabe. Wie beifolgende kleine Skizze (Textfig. 2) zeigt, stimmt nämlich die Längsrichtung des Embryo mit der Längsrichtung des Nasengaumenganges nicht überein. Wenn also z. B. Kupffer (95) auf p. 21 u. 23 (Studien, Heft 3) zwei „Horizontalschnitte“ abbildet, so sind das für das Geruchsorgan „Schiefschnitte“, woraus resultiert, daß z. B. in der zitierten ersten Figur das Epithel lateralwärts schief getroffen und somit in einem Gegensatz zum Epithel des medianen Bezirkes erscheint, der bei exakten Längsschnitten nicht hervortritt. Auch in der zweiten Figur (23) ist das Epithel

1) In allen Textfiguren ist die Grenze des Riechepithels durch eine gestrichelte Linie angezeigt.

auf dem Septum nur deshalb auffällig niedriger als das in den Riechsäcken, weil der Schnitt es hier quer statt längs getroffen hat. Den exakten Längsschnitt durch das Riechorgan einer Larve von 3,7 cm Länge bilde ich in Fig. 1 der Taf. V ab. Bereits hier sieht man die wulstartige Erhebung, mit der die Mündung des Nasengaumenganges über das Niveau der Haut emportritt. Das Epithel der Haut überkleidet, niedriger werdend, diese Erhebung und tritt dann in die Auskleidung des Ganges ein. Es ist ein etwa zweizeiliges Epithel, dessen obere Lage aus niedrigen cylindrischen Zellen mit Cuticularsaum und Flimmerbesatz besteht. Während der Metamorphose macht es einem flimmerlosen Epithel Platz, das mehr den Charakter des integumentalen Epithels trägt. In den Figuren ist es rein schematisch durch dunklere Tönung hervorgehoben. Man sieht nun die Wände des Kanals scharf gegen die Wände der Riechsäcke abgesetzt, viel schärfer, als Kupffer dies in seiner Fig. 23 zeichnet, wo vielmehr ein allmählicher Uebergang angedeutet ist. Das ist niemals, auf keinem Stadium der Fall. So scharf sich die primitive Riechplakode gegen das Ektoderm abgrenzt, so scharf ist stets die Regio olfactoria gegen die Regio nasopalatina abgegrenzt. Das Riechepithel aber zeigt in der Mitte die hinsichtlich ihres Epithels sich mit den Seitenteilen völlig gleichartig verhaltende Erhebung. Im übrigen bildet eine Fortsetzung der Cutis eine bindegewebige Hülle um die Vorderteile des Organes, die sich nach der Tiefe zu mit dem Perichondrium der Nasenkapsel verbindet, sowie auch mit der membranösen Umwandung des Gehirns sich vereinigt. Zwischen Grund des Riechorganes und Gehirnkapsel liegt ein von Bindegewebe erfüllter Raum, in dem sich auf anderen Schnitten der Serie die von mir als follikuläre Anhangsorgane bezeichneten drüsenartigen Gebilde finden.

Es stimmt dieser soeben beschriebene Schnitt mit dem Kupfferschen auf Fig. 23 so genau überein, daß lediglich die Schnittrichtung beide unterscheidet.

Eine Ansicht, die sich bei vielen Larven dieses und eines wenig späteren Stadiums findet, ist die folgende (Textfig. 3). Hier hat sich der Eingang in das Riechorgan zu einer trichterförmigen Bucht erweitert, deren Wandung pilzhutartig über das Niveau des Integumentes hinüberhängt. Man sieht die Riechsäcke mehr in dorsoventraler Richtung erweitert, sonst aber in ihrer Lage zueinander und zum Nasengang unverändert. Ein Sagittalschnitt dicht neben der Mittellinie ist auf Fig. 2 Taf. V durch das

Riechorgan eines 4,25 cm langen Embryo geboten. Gut zu Gesichte kommt in ihm, und zwar am hinteren Rande, die Erhebung des Einganges nach Art einer Hutkrempe (in der Figur rechts), während am vorderen Ende (links) die beiden Epithellager vereinigt (also nicht ganz genau median) getroffen sind. Das sich einsenkende Epithel des Nasenganges grenzt scharf gegen das Riechepithel ab. Man erkennt weiter, daß auch auf diesem dicht an der Mittellinie geführten Schnitt die faltenartige Erhebung nur Sinnesepithel trägt. Der Schnitt zeigt sonst das Gehirn, das entodermale Epithel der Kopfdarmhöhle, Muskulatur der Oberlippe, einige Gefäßquerschnitte und den Knorpel der Nasenkapsel. Die Riechnerven liegen weiter lateral und sind nicht in den Schnitt gefallen.

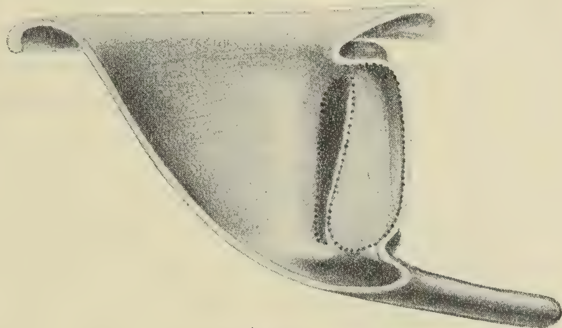


Fig. 3.

Bis zu diesem Stadium ist das Geruchsorgan zwar deutlich bilateral-symmetrisch gebaut, ohne indes ein Septum im Sinne der oben zitierten Autoren zu besitzen. Es ist das Verhältnis der beiden Säcke so aufzufassen wie etwa das zweier Lungenalveolen, die sich mit einem Alveolarseptum aneinander lagern. Will man diese Wand als Septum bezeichnen, so steht dem nichts im Wege, nur muß man beachten, daß es eine vergängliche Bildung ist und mit dem bei weiterem Wachstum entstehenden Septum nichts zu tun hat.

Es dauert beträchtliche Zeit, bis das Geruchsorgan weitere Differenzierung erfährt. Bei Larven von etwa 10,0 cm Länge, also bei Tieren im zweiten Lebensjahre, war die Bildung des Hypophysenseptums (wie man es zum Unterschied von jenem primitiven Septum nennen kann) bereits im Gange. Die Vorgänge, die sich von dem zuletzt beschriebenen bis zu dem hier abgebildeten Stadium ganz allmählich vollziehen, sind sehr kompliziert.

Schon oben in der Textfig. 3 war zu bemerken, daß die Decke

des Hypophysenganges den Schnabel der medianen Wand von unten her begrenzte. Das weitere Wachstum der Säcke vollzieht sich nun in dem selben Sinne, in dem schon von Anfang an die seitlichen Zipfel in stärkerer Entfaltung sich befanden. Es vergrößern sich beide Säcke vornehmlich nach lateralwärts und nach hinten, während der obere und vordere Teil dagegen zurückbleiben. Hierdurch kommt es zu einer gewissen Veränderung aller Lagebeziehungen. Der bisherige „Grund" der Säckchen wird zur Decke; das bisher vertikal liegende, primitive Septum wird mit seinem unteren Endpunkt nach hinten verschoben, so daß es immer näher der Horizontalen geneigt erscheint. Vor allem aber treten die bisher vorn zusammenhängenden Säcke bei weiterem Wachstum hier in der Mittellinie auseinander. Dadurch kommt es, daß das in der epithelialen Scheidewand bisher enthaltene Zellmaterial sich auf die mediale Fläche und Decke der nunmehr getrennten Säcke verteilt. Dadurch wird aber ferner die Wand des Hypophysenganges in eine Falte emporgezogen; sie folgt dem immer mehr nach aufwärts und lateral sich verschiebenden Sinnesepithel. Dieser Prozeß des Auseinanderrückens der Riechsäcke ist vorn bereits im Gange, während die Säcke hinten durch Wucherung des blinden Endes erst in Bildung begriffen sind. Man wird also vorn am ältesten Teil des Organes bereits eine hohe Falte finden. Nach hinten wird sie allmählich niedriger, und an den jüngsten Teilen der Riechsäcke verschmilzt sie mit der Wand des Hypophysenganges, während die Riechsäcke sich von ihr abschnüren und blind endigen. Die Textfigg. 4a und 4b sollen schematisch diese Entstehung des Septums

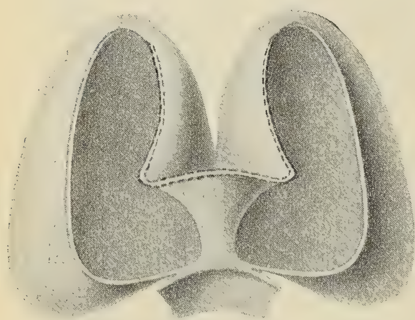


Fig. 4a.

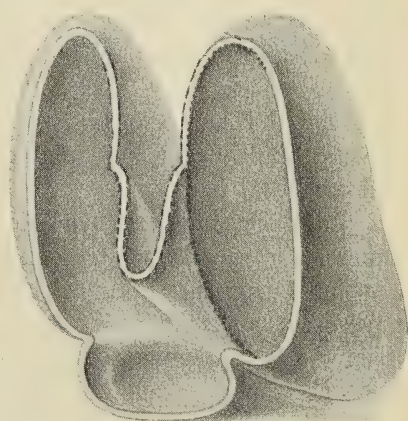


Fig. 4b.

veranschaulichen. Bei a sind die Säcke vorn auseinandergetreten. Die Decke des Nasengaumenganges hat sich dementsprechend ausgedehnt. Dieser schematische Zustand kann in den wirklich existierenden (b) dadurch übergeführt gedacht werden, daß die zum Nasengaumengang gehörige Platte sich zur Falte zusammenbiegt. Diese Falte ist dann das neu entstandene „Septum". Der vordere Teil des Riechorganes ist abgeschnitten gedacht (punktierte Linien).

So entsteht ein Bild, wie es Textfig. 5 anzeigt, die nach einer Serie durch das Riechorgan eines 13,6 cm langen Ammocoetes schematisch hergestellt ist. Der Nasengaumengang ist jetzt erst weit distal, am Punkte (×) geschlossen. Dieser Punkt würde

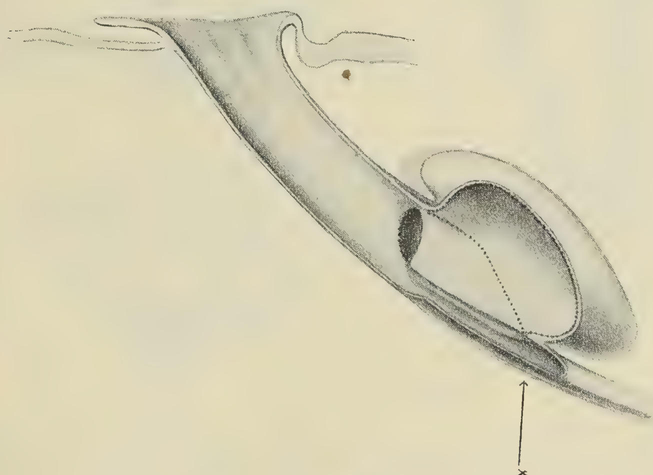


Fig. 5.

also vergleichbar sein dem Schnabel der Textfigg. 1 und 3. Vor dieser Stelle ist die Decke des Hypophysenganges nicht geschlossen; vielmehr ist von ihr nur eine Leiste, der Scheitel des nun gebildeten Septums, übrig geblieben, neben dem jederseits ein Spalt in die Riechsäcke hineinführt. Bei der Betrachtung von außen bietet um diese Zeit das Geruchsorgan einen Anblick, wie ihn nachstehende Textfig. 6 schematisch zur Darstellung bringt. Die beiden Säcke sind proximal hoch und breit gewölbt; sie sitzen hier einer lateral flachen, median sich tief einsenkenden Epithelfalte auf, die aus der Decke des Nasengaumenganges ableitbar ist. Distalwärts fällt das Gewölbe der Säcke stark ab und endigt dem jetzt sehr verschmälerten Nasengange eng auf-

liegend. Hinzuzufügen ist, daß unterdes auch der Eingang des Kanales weit in die Tiefe gewachsen ist, etwa in einem Verhältnisse, wie es die Textfig. 5 zeigt. Die folgenden Textfigg. 7a und 7b werden durch die in ihnen wiedergegebenen Querschnittsbilder das Geschilderte ergänzen. Die Schnitte sind nach einer

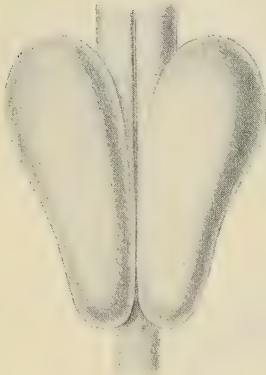


Fig. 6.



Fig. 7a.



Fig. 7b.

Serie durch den Kopf einer 10,0 cm langen Larve gezeichnet. Der erste geht durch die Mitte, der zweite durch den blinden Endabschnitt, um zu zeigen, wie die Ablösung der Säcke vom Septum erfolgt.

Dieses in den Textfigg. 5 und 6 abgebildete Stadium wird nun indes in Wirklichkeit nicht realisiert, weil bei dieser Länge von etwa 13 cm sich am vordersten Teil des Septums die ersten Erscheinungen der Metamorphose geltend machen. Es werden daher diese Stadien den Ausgang der Schilderung im folgenden Kapitel machen.

Vorher ist indes die Ausbildung eines Anhangsorganes zu verfolgen, das zwar lange schon bekannt, keineswegs aber seiner Bedeutung entsprechend gewürdigt worden ist. Schon bei jungen Larven findet man drüsenartige Ausstülpungen hinter dem Ende der Riechsäcke. Zweifelhaft ist mir die Bedeutung der Kupffer-

schen Beobachtung (90, p. 537 und Taf. XXXI, Fig. 64 und 65), daß schon bei der ersten Anlage der Hypophysis jederseits neben der Riechplakode zwei gesonderte Einstülpungen vorkämen, die „ohne Zweifel Drüsen" seien. Besonders genau hat die fraglichen Organe SCOTT (1882) berücksichtigt. Er schildert ihr erstes Auftreten bei Larven von 1,25 cm (p. 289) als eine Ausstülpung unterhalb des Riechepithels. Seine Fig. 18 auf Tafel IX entspricht völlig meiner Fig. 2 auf Tafel V. Er berichtet weiter, wie sich diese Ausstülpung zu einem Blindsack auswachse, der sich gabele und noch längere Zeit mit dem Riechsack in Verbindung bleibe. Während des Larvenlebens hat er keine Veränderung daran beobachtet. Beim Geschlechtstier wird nach SCOTT hieraus eine mächtige „Drüse" innerhalb der knorpeligen Nasenkapsel, deren einzelne Follikel, wie er annimmt, miteinander anastomosieren und aller Vermutung nach auch frei ausmünden, obwohl er solchen Zusammenhang mit der Oberfläche des Riechepithels nicht beobachten konnte. PETER hat die „hinteren Blindsäcke", wie er sie sehr zweckmäßig bezeichnet, kürzlich bei älteren Ammocoeten beschrieben und abgebildet (1902, p. 11, Fig. 8). Mit Recht weist er die Deutung zurück, die SCOTT ihnen gegeben hatte, indem er sie mit dem „JACOBSONschen Organ" der Amnioten verglich. Auch KAENSCHE (89, p. 224) schildert, daß die Riechsäcke von Ammocoetes nach ihrer vollständigen Sonderung in eine kleine Anzahl von kurzen Drüsenschläuchen zerfallen.

Das eigentliche Wesen dieser Gebilde, die ich als „follikuläre Anhangsorgane" beschrieben habe (04), wird während des Larvenlebens noch nicht deutlich, weswegen ich hier nur kurz ihre erste Entstehung berichte. Fig. 2 Taf. V zeigt auf dem oben beschriebenen, einer 4,25 cm langen Larve entstammenden Sagittalschnitt eine Ausstülpung der Sinnesschleimhaut als kleines Bläschen. Das Epithel wird deutlich ein wenig niedriger, die einzelnen Zellen heller. Schematisch zeigt die Textfig. 7b zwei solche Ausstülpungen am distalen Ende des rechten Riechsackes. Werden die Riechsäcke größer, so wachsen auch die Blindsäcke, aber viel komplizierter als nach den Angaben von SCOTT. Sie treiben zahlreiche seitliche Sprossen, die sich knäuelartig verschlingen, so daß die Verfolgung eines Lumens schwierig ist. Dennoch läßt sich feststellen, daß im allgemeinen hier noch keine abgeschnürten Follikel vorkommen. Hierin irrte KAENSCHE (89), wenn er (p. 224) sagte, daß die follikelartigen Ausstülpungen der Wände sich bald vollständig abschnüren. Diese Abschnürung erfolgt erst

später. Verfolgt man eine solche Serie, so sieht man, wie die einzelnen Lumina untereinander und mit einem Hauptlumen kommunizieren, das seinerseits ziemlich breit in das hintere Ende des Blindsackes übergeht. Die Textfig. 8 gibt sieben aufeinander folgende Schnitte einer Serie durch das Riechorgan einer 14 cm langen Larve wieder. Auf Tafelfig. 3 ist der Querschnitt des Hypophysenganges und das Paar der darüber liegenden Follikelkonvolute abgebildet, wie sie sich vorfinden, wenn die Serie hinter das Ende der Riechsäcke gekommen ist. (In diesem Schnitte ist das Lumen des

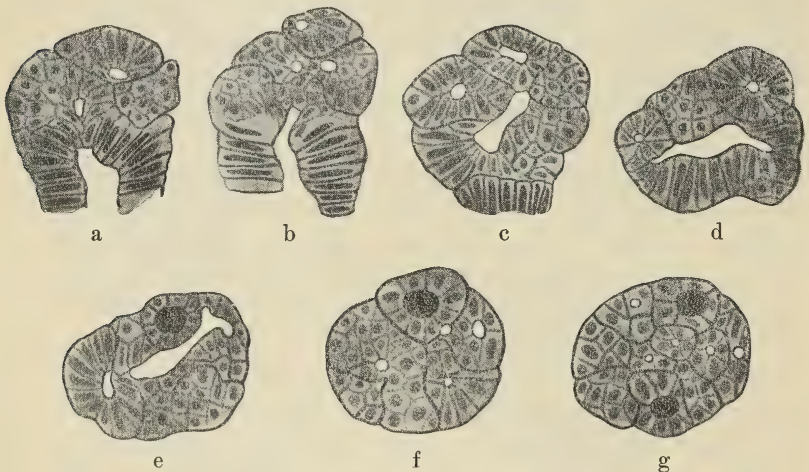


Fig. 8a—g.

Nasenganges jederseits als schmaler Spalt sichtbar. Das mittlere Lumen hat andere Bedeutung, man denke es sich für die vorliegende Betrachtung entfernt und dafür den Spalt durch die ganze Breite geführt.) Tafelfig. 4 zeigt das linke Anhangsorgan bei stärkerer Vergrößerung. Das Tier, dem es angehörte, war 15,9 cm und bereits in der Metamorphose. Namentlich in Fig. 4 sieht man den ganzen Komplex mit zarter Bindegewebshülle umgeben. Drei Lumina von mittlerer Größe sind vorhanden, die auf benachbarten Schnitten ihre Isolierung verlieren. Am meisten in die Augen fällt ein schwarzgelber Körper, der hier sowohl, wie im rechten Organ (siehe Fig. 3) inmitten eines erweiterten Follikels liegt. Die nähere Betrachtung dieses Körpers erwies ihn als amorph, aus Schlamm, Sand etc. bestehend. Es handelt sich also um Verstopfung einzelner Follikel. Das Epithel all dieser Follikel ist sehr regelmäßig gebaut, kubisch und durchaus gleichmäßig. Einige dieser Follikel indes zeigen nicht nur hier, sondern auch

bei vielen anderen Larven ein ganz anderes Aussehen (siehe Fig. 4 und 5 im linken Sacke links unten). Hier ist das Epithel zu einer dünnen, platten Lage geworden. Keinerlei Kommunikation verbindet das Lumen mit benachbarten Hohlräumen. Erfüllt ist der Follikel von einem zarten, mit Hämatoxylin leicht bläulich gefärbten Inhalt. Hier ist also aus dem Ende eines Blindsackes eine Cyste geworden. Es läßt sich nun leicht zeigen, daß im larvalen Geruchsorgan beide Arten von Anordnungen nebeneinander vorkommen: offene Blindsäcke mit hohem Epithel und gelegentlich darin angesammeltem Schlamm, ferner aber geschlossene cystische Follikel mit plattem Epithel und einem sekretartigen Inhalt. Die weiteren Schicksale dieser Gebilde sollen erst im nächsten Kapitel beschrieben und erörtert werden.

Bevor ich die Metamorphose des Riechorganes beschreibe, sei noch kurz einiges über seine feinere Histologie nachgetragen. Es gibt, soweit mir bekannt ist, keine Beschreibung der Riechzellen bei Ammocoetes. Wenn Kupffer und andere Autoren, ebenso auch ich selbst im allgemeinen vom „Riechepithel" sprechen, so sind dabei natürlich die eigentlichen Sinneszellen nicht mitbeschrieben. Was wir als mehrzeiliges hohes Epithel sehen, sind fast ausschließlich Stützzellen. Die dazwischen eingeschlossenen Sinneszellen kommen so selten zu Gesichte, ihre Imprägnation ist so schwierig, daß ich zeitweilig zu der Annahme neigte, es seien die später so leicht darstellbaren Sinneszellen eine Neuerwerbung des Geschlechtstieres, und es sei ein funktioneller Unterschied etwa in dem Sinne vorhanden, daß eine eigentliche Riechfunktion erst dem Geschlechtstiere, nicht schon der im Schlamme lebenden Larve zukomme. Daß diese z. B. auch von Dohrn gehegte Ansicht (zit. bei Kaensche, p. 221) nicht zutrifft, lehrte mich ein Präparat, in dem bereits die Larve innerhalb des hohen Epithels einzelne fadenförmige, schlanke Zellen, die als Sinneszellen bezeichnet werden müssen, besitzt. Dieses Präparat entstammt einem 4,5 cm langen Tier, das ausnahmsweise nicht mit Zenkerscher Flüssigkeit, sondern in Chromsäure vorfixiert und dann in Sublimateisessig gebracht worden war. Die mit Hämalaun gefärbten Schnitte zeigen die Riechzellen sehr deutlich durch ihre dunklere Färbung.

Imprägnationen scheinen bei Ammocoetes sehr schwierig zu sein. Ich habe nach der Golgischen Methode mit der Modifikation von Kopsch, die sonst sicher wirkt, hier nie ein Ergebnis

erhalten. In den Präparaten von Stahr sind gleichfalls bei Ammocoetes niemals Riechzellen imprägniert, obwohl die Schnitte sonst weithin prächtige Nervenimprägnationen zeigten. Diesen Präparaten entnehme ich aber mit Genehmigung des Autors einen Befund, auf den Stahr selbst hingewiesen hat, das ist der Reichtum des Zuführungsganges an sensiblen Nerven. Nicht nur die hutkrempenförmige Erhebung, sondern auch die Wand des zuführenden Trichters (s. o. Textfig. 3) zeigen einen Reichtum an Nerven, der uns lehrt, daß hier äußerst sensible Apparate vorliegen, die gleichsam eine Schutzwehr des Organes vorstellen, indem sie die vom Schlamm aus eindringenden Partikelchen spüren und — vielleicht reflektorisch — durch Kontraktion von Muskeln ihre Austreibung veranlassen. In höherer Ausbildung werden wir eine solche Einrichtung beim Geschlechtstier vorfinden.

II. Kapitel.

Die Metamorphose des Geruchsorganes und die Entwickelung der rudimentären Riechsäcke.

Die Umwandlungen, die sich am larvalen Geruchsorgan bei der Umbildung des Ammocoetes zum Geschlechtstier vollziehen, werden vornehmlich bei Tieren gefunden, die eine Länge von etwa 13—16 cm besitzen. Die noch zuletzt von Kaensche vertretene Ansicht war die, daß von den Seiten der larvalen Riechsäcke Falten emporwüchsen, die das ganze Organ in eine Reihe einzelner Säcke abkammerten.

Die erste Andeutung einer weiteren Veränderung zeigt das hier abgebildete Stadium einer Larve von 14,0 cm (Textfig. 9), dessen Anordnung leicht auf die oben abgebildete Textfig. 7a bezogen werden kann.

Der Schnitt trifft das Septum, das länger geworden ist und mit scharfem Rande gegen das Riechepithel grenzt. Das Septum hat jetzt, gerade wie der Nasengang selbst, sein Epithel verändert. Dies Epithel besitzt keine Wimperhaare mehr; es ist mehrschichtig und trägt auf den obersten kubischen Zellen einen scharfen Cuticularsaum. Seine Uebereinstimmung mit Epithel des Integumentes haben bereits Pogojeff (88, p. 5) und Kaensche (89, p. 221) hervorgehoben. Indes ist es nicht so vielschichtig, wie das Epithel der äußeren Haut. Zutreffend macht auf diese Verdünnung des Integumentes Ballowitz aufmerksam (p. 2). Das Riechepithel des abgebildeten Schnittes grenzt seinerseits noch lateral gegen

die ventrale Wand des Hypophysenganges. Inmitten der Septums sieht man nun links eine knospenartige Bildung auftreten, die dieselbe Struktur wie das Riechepithel aufweist. Diese Bildung ist durch einige Schnitte hindurch zu verfolgen, es tritt also als erste weitere Differenzierung innerhalb des septalen Epithels ein scharf abgegrenzter Streifen von Riechepithel auf, und zwar beiderseits symmetrisch, was aber in der Textfig. 9 nicht zum Ausdruck gelangt, da der Schnitt nicht genau senkrecht zur Längsachse geführt ist.

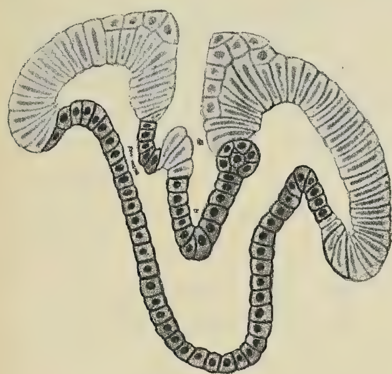


Fig. 9.

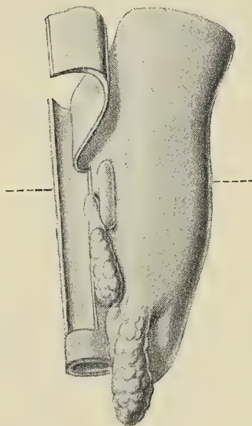


Fig. 10.

Schon weiter differenziert ist eine Larve von 13,3 cm, deren Geruchsorgan auf dem Querschnitt in Fig. 5 (Taf. V) abgebildet ist. Rechts ist innerhalb des septalen Epithels eine deutliche, von Riechepithel ausgekleidete Grube sichtbar geworden, die sich durch zahlreiche Schnitte fortsetzt. Wir können diese Bildung als einen Riechsack en miniature bezeichnen. Links am Septum findet sich eine gleiche Bildung vor. Bei weiterer Durchmusterung der Serie ergibt sich, daß sich diese kleinen Riechsäcke distal abschließen, und daß kurz vor ihrem blinden Ende an ihrer ventralen Seite eine zweite Furche entsteht. Eine plastische Vorstellung von der Anordnung dieser kleinen Säckchen gibt die beifolgende Textfig. 10. Wir blicken von dorsal her in den eröffneten Nasengaumengang hinein; der linke Riechsack und die linke Lamelle des Septums sind abgetragen gedacht. Der rechte Riechsack nimmt die Hauptmasse des Organes ein; an seinem hinteren blinden Ende sitzt ein größerer Komplex jener oben beschriebenen Follikel. An der rechten Lamelle des Septums findet man die beiden kleinen Vor-

wölbungen, die oben im Schnittbild beschrieben worden sind. Die eine von ihnen hat, was hier bereits betont sei, isoliert von dem Hauptsack, selbständig einen kleinen Komplex von Follikeln aus ihrem distalen Ende hervorgehen lassen.

Bereits in dem von mir auf dem Kongreß in Jena gehaltenen Vortrage (1904) hatte ich nach diesen Befunden erklärt, daß aller Wahrscheinlichkeit nach die Falten gerade umgekehrt entstünden, als allgemein angenommen würde: nicht durch Oberflächenerhebung, sondern durch Einsenkung des Epithels. Der Faltengipfel sei nicht der jüngste, sondern der älteste Teil einer Falte. Es wurde durch diesen Entstehungsmodus eine Erklärung für die eigentümliche Tatsache gefunden, daß auf dem Scheitel einer Falte zumeist eine von dem Sinnesepithel verschiedene Epithelbekleidung liegt. Schon Pogojeff (88) und Langerhans (67) hatten diese Tatsache erwähnt, indes hatten sie das Wichtigste dabei übersehen, daß nämlich dies Epithel in seinem Bau völlig mit dem Epithel des Septums und weiterhin demnach auch mit dem Epithel des Nasengaumenganges übereinstimmt. Erst die Kenntnis dieser Beziehung eröffnet uns das volle Verständnis für den Vorgang. Es differenziert sich das Epithel des Septums streckenweis zu neuen Riechsäcken. Diese schieben sich vom Septum aus nach lateral hin, indem sie den primitiven Riechsack lateral- und ventralwärts drängen. Die Strecken des Septums, die nicht in die Bildung des Sinnesepithels eingehen, bleiben scharf davon abgegrenzt auf dem Scheitel der Falten liegen.

Indes konnte nach den wenigen Beobachtungen, die mir bis zum Frühjahr d. J. zu Gebote standen, keine Klarheit darüber gewonnen werden, wie sich räumlich die jungen Riechsäcke zu den älteren und dem ältesten verhielten, wie das Prinzip der Oberflächenvergrößerung nun zu der Form des ausgebildeten Organes hinführe. Die wichtigsten Anregungen und die Eröffnung des Verständnisses lieferte mir dabei ein Modell, das bei 80-facher Vergrößerung von dem Geruchsorgan eines 15,3 cm langen Tieres nach der Plattenmodelliermethode hergestellt wurde[1]). Das Tier besaß bereits den Mund des Geschlechtieres; die Augen waren noch nicht durchgebrochen; es befand sich eben in der Metamorphose.

---

1) Es ist nur das Epithel rekonstruiert, damit alle Faltungen klar hervortreten.

Es sei zunächst ein Schnitt mitten durch das Geruchsorgan dieses Tieres betrachtet (Fig. 6, Taf. V). Wir zählen auf jeder Seite 6 Einsenkungen, die von Riechepithel ausgekleidet sind. An der Spitze der Falten, die die Grenze je zweier Einsenkungen bilden, liegt Epithel des Nasengaumenganges. Ventral bildet dies Epithel den Boden des gesamten Organes, der in der Mitte zu einer Rinne eingesenkt ist. Da der Schnitt nicht genau quer geht, so erscheinen die beiden Seiten des Schnittes nicht symmetrisch. Die mittlere obere Falte ragt über die anderen empor und ist unpaar. Von ihr aus die dritte Einsenkung nach rechts hin ist bereits als solide Zellmasse getroffen: der Schnitt geht hier durch durch das hintere Ende eines Sackes.

Erst die Betrachtung des Modelles nun lehrt uns den Zusammenhang dieser Einzelheiten.

1. Das Modell von der linken Seite hier. (Taf. VI, Fig. 2.)

Es finden sich auf der dem Beschauer zugewendeten Seite 10 Säcke, die vorn (links) und hinten (rechts in der Figur) blind und abgerundet endigen. Die 4 untersten Säcke sind nicht bis zum Abschluß rekonstruiert, da die Serie von hier an wegen ihrer Gleichförmigkeit nur jeden 5. Schnitt enthielt. Deutlich ist sichtbar, daß die Säcke von oben nach unten an Volumen zunehmen. Links in der Abbildung sieht man mit blau getöntem Lumen den zuführenden Nasengaumengang, den man sich nach links schräg oben verlängert denken mag. Am meisten beachtenswert ist es, daß das gesamte Organ länglich gestaltet ist und daß die oberen Säcke in einem Niveau endigen, wo die unteren erst beginnen. Einen solchen bereits endigenden oberen Sack zeigte die eben beschriebene Querschnittsfigur (Tafelfig. 6). An den blinden Enden der Säcke schließlich liegen Komplexe jener follikelartigen Anhänge (gelb gehalten), die in demselben Verhältnis an Größe zunehmen, wie die Säcke, zu denen sie gehören.

2. Das Modell von der Vorderseite her. (Taf. VI, Fig. 1.)

Der zuführende Nasengaumengang ist gerade vor dem Beginn der Entfaltung des Riechorganes quer abgeschnitten gedacht. Sein Epithel ist blau gehalten. Eine Falte in seinem Innern sei

hier erwähnt. Entsprechend der Längsrichtung der Achse des gesamten Organes verläuft der Hypophysengang von vorn oben nach hinten unten. Seine ventrale Wand ist distal abgetragen, so daß man sein Lumen (blau gehalten) wieder erblickt. Zehn Riechsäcke finden sich jederseits (sichtbar links nur neun, rechts nur acht). Betrachtet man die mittleren Säcke jederseits, so ist bemerkenswert, wie jeder einzelne sanft aus der medianen, glatt abfallenden Fläche hervorgeht. Diese Fläche wird dadurch schließlich aufgebraucht und bis auf die ventrale Wand des Nasenganges reduziert. Nach aufwärts wird der Ursprung der Säcke mehr an die Seitenwände des Nasenganges verlegt. Oft entspringen einige Säcke auch gemeinsam. So z. B. links die drei obersten, rechts der zweite und dritte. Die 3 oberen Säcke rechts sind eröffnet; man sieht in ihre Sinnesepithellage hinein (rosa gehalten).

Am wichtigsten ist nun der Anblick, den

3. das Modell schräg von hinten her
(Taf. VI, Fig. 3)

darbietet. Zuvörderst erweist sich einwandsfrei die Existenz einer tief einschneidenden medianen Furche, die das Organ in zwei symmetrische Hälften teilt. Es ist dies, wie die weiter unten zu beschreibende Innenansicht lehren wird, das Septum, das sich direkt von dem Hypophysenseptum der Larve herleiten läßt. Jederseits finden wir 10 Säcke, die aber hier nun die räumliche Anordnung deutlich erkennen lassen, die bis zur Gewinnung dieses Modells trotz größter Bemühung aus den Serien selbst nicht abgeleitet werden konnte. Sie zeigen die Besonderheit, daß sie stets mit einem Ende dem Septum angelagert sind. Dies Ende ist bei den vorderen kleineren Säckchen das distale, bei den mittleren das mediale, bei den hinteren Säcken das proximale, so daß wir also die Säcke wie die Teile eines Fächers aneinander gereiht sehen, nur mit dem Unterschied, daß bei einem Fächer die Strahlen sich um einen Punkt gruppieren, hier dagegen einer Linie angeheftet sind. Berücksichtigen wir die vorher beschriebene Vorderansicht, so erhalten wir für die Anordnung der Säcke folgende Vorstellung. Jeder Sack besitzt ein proximales und ein distales Ende. Die proximalen Enden liegen breit flächenartig nebeneinander. In ihrem Verlaufe erleiden die Säcke, und zwar die mittleren weniger, die hinteren mehr, eine Torsion um die Längsachse derart, daß der distale Endpunkt stets mit

dem Septum verwachsen bleibt. Für die Betrachtung einer Querschnittsserie ergeben sich aus dieser Anordnung gegen die einfachen Verhältnisse bei Ammocoetes beträchtliche Komplikationen. Wenn bei Ammocoetes distal die Verwachsung der Säcke mit dem Nasengang sich löste, so lösen sich hier zunächst die einzelnen Säcke voneinander, und erst der distalste — älteste — Sack bewahrt die Beziehungen zu dem Nasengange, wie anfänglich die einfachen Riechsäcke (vergl. Textfig. 7b und 13). Die Loslösung der einzelnen Säcke erfolgt so, daß zunächst das Epithel auf den Kuppen der Falten mit dem Epithel auf der Kuppe des Septums verschmilzt. Zuerst verschmelzen die jüngsten (vordersten, medialen) Säckchen mit dem Septum. Während sie sich völlig isolieren, treten die zunächst benachbarten mit dem Septum in Zusammenhang und so fort. Das Septum bleibt immer bestehen; es nimmt nach und nach alle Epithelleisten in sich auf, wie das die Innenansicht des Modells deutlich zeigt. Aehnlich schildert KAENSCHE (89, p. 225) die Verhältnisse. Auch BALLOWITZ (1904) gibt eine sehr genaue Schilderung dieser Endigungsweise. Der von ihm (p. 2) beschriebene „Gewebszapfen“ ist eben das Ende des epithelialen Septums. Es läßt diese Anordnung keine andere Auffassung zu, als daß die Säcke nacheinander entstanden sind und sich mit ihrem jungen Nachwuchs stets proximal vor die bereits vorhandenen Säcke gelagert haben. Es wären die vordersten Säcke beiderseits neben dem Septum die jüngsten, zuletzt aus dem Septum hervorgegangenen, die hinten sich vom Nasengang abschnürenden die ältesten Teile des Riechorganes. Beweisend dafür erscheint mir auch die Anordnung der follikelartigen Anhänge zu sein, die um so voluminöser werden, je mehr distal ihre Riechsäcke liegen, die also dem entsprechend früher entstanden sein müssen. Der zu dem ältesten Sacke gehörige Komplex ist nicht rekonstruiert. Er füllt auf Schnitten indes fast den gesamten innerhalb der knorpeligen Nasenkapsel noch freien Raum aus.

Diese aus dem Modell unmittelbar zu erschließende Genese des Riechorganes läßt sich nun noch sicherer an einigen Zwischenstadien verfolgen, die ich zwischen dem zuletzt beschriebenen Stadium (s. oben p. 111 und Fig. 5, Taf. V) und dem rekonstruierten Riechorgan beobachtet habe.

Fig. 7 (Taf. V) stellt den Querschnitt des Geruchsorganes eines 13,7 cm langen Tieres dar, das kräftig in der Entwickelung begriffen ist. Jederseits sind 6 Falten ausgebildet. Der Schnitt zeigt nur 4 davon. Dicht am Septum beginnt die jüngste

Einsenkung. Sie geht in eine zweite über; der Scheitel der Falte trägt kein indifferentes Epithel. Die nächste Falte ist dicht vor dem Ende; der Scheitel der Falte, mit indifferentem Epithel besetzt, ist tangential getroffen. Die vierte Falte ist erst mit ihrem vorderen blinden Ende getroffen; sie öffnet sich einige Schnitte weiter in die Lichtung des Riechorganes. Am Septum selbst tritt im Laufe der Serie noch eine jüngste knospenartige Anlage auf.

Fig. 8 (Taf. V) ist ein Horizontalschnitt durch das Riechorgan einer 15,3 cm langen Larve. Jederseits liegen 7 Falten, wovon im Schnitt links 3, rechts 5 getroffen sind, und zwar die erste und fünfte gerade am Abschluß. Die Schnittrichtung bringt es mit sich, daß das indifferente Epithel nicht überall auf den Falten liegt. Sehr deutlich aber ist es zwischen den jüngsten beiden Riechsäckchen, die sich medial als achtes jederseits im Septum anlegen, und dem zunächst daranstoßenden Sack. Man vergleiche diesen Schnitt mit dem in Fig. 1 (Taf. V) abgebildeten, und man wird die überraschende Aehnlichkeit nicht übersehen können, die zwischen der gesamten Anlage dort und den jüngsten Säckchen hier besteht. Es wiederholt sich derselbe Vorgang eben im kleinen fortgesetzt, der ursprünglich auch zur Anlage des embryonalen Organes geführt hat.

Um auch eine körperliche Vorstellung von dieser Entwickelung zu geben, bilde ich zunächst die schematische Rekonstruktion eines 13,6 cm langen Tieres ab (Textfig. 11). Die Anordnung des Präparates ist ähnlich wie die in Textfig. 10 (vergl. dazu p. 111). Der älteste Teil ist bereits nach lateral gerückt, ein jüngerer ist medial von ihm entstanden, und wieder ein jüngerer liegt medial vom zweiten am Septum. Die folgende Textfig. 12 entstammt einem 14,4 cm langen Tiere und zeigt jederseits 7 Säckchen, die in ihrer Anordnung bereits an die Form des oben geschilderten Modelles erinnern.

Ich wende mich nun zu einer feineren Analyse des in Tafelfig. 6 gegebenen Querschnittbildes, das an der Hand des Modellquerschnittes (Taf. VI, Fig. 4) erst zu vollem Verständnis gelangen kann. Diese Ansicht des Modelles ist so entstanden, daß die Vorderfläche der oben beschriebenen Vorderansicht (Taf. VI, Fig. 1) abgetragen worden und damit ein Einblick auf die hintere Wand des Riechorganes eröffnet worden ist. Vor allem ist hier die Sonderstellung der medianen Falte zu übersehen, die nichts anderes ist als der Querschnitt des Septums, einer leistenförmigen Erhebung, die sich der ganzen Länge nach durch das Riechorgan

hinzieht und sich zu den distalsten (ältesten) Säcken so verhält wie früher das Septum im larvalen Geruchsorgan zu den primitiven beiden Säcken. Das Riechorgan des Geschlechtstieres ist also im strengsten Sinne des Wortes bilateral-symmetrisch und paarig angeordnet.

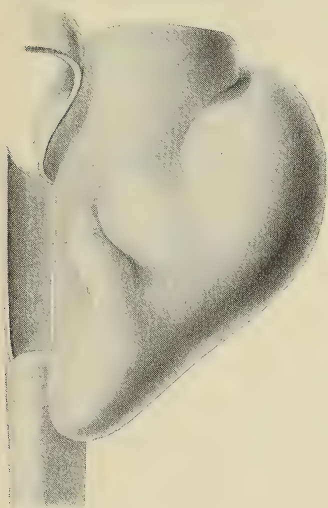


Fig. 11.

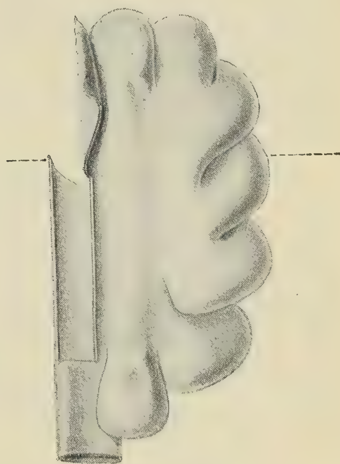


Fig. 12.

Die Verbindung der distalen Enden der einzelnen Riechsäcke mit dem Septum erfährt bei der Betrachtung von innen her gleichfalls seine Ergänzung. Denn nun erst ist ersichtlich, wie das Epithel auf die Spitzen der Falten kommt: diese Kuppen von indifferentem Epithel sind nichts anderes als Strecken des septalen Epithels, die durch die Riechsäcke auseinandergedrängt worden sind. Aus der Tafelfig. 6 ist zu ersehen, mit welcher wichtigen Besonderheit die Abgrenzung beider Epithelarten gegeneinander sich vollzieht: stets grenzt das Sinnesepithel mit einem leicht geschweiften, konvexen Rande gegen das konkav aufhörende Deckepithel. Auch die Abbildung des Modells trägt dem Rechnung. Genau so geformt ist die Grenze in den Tafelfigg. 1, 5, 7, 8 und in den Textfigg. 7a und 9. Wenn ich oben betonte (p. 102), daß entgegen der Kupfferschen Zeichnung bei der Larve die Regio olfactoria stets scharf gegen die Regio nasopalatina abgegrenzt sei, so trifft das auch hier zu. Schon Blaue (84) hat auf diesen wichtigen Umstand bei höheren Fischen aufmerksam gemacht. Die Erklärung, die Blaue dafür gegeben hat, ist völlig zutreffend.

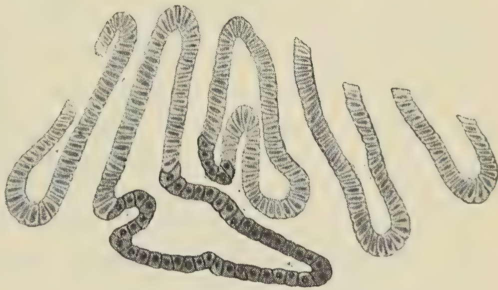
Es sind diese Grenzlinien die weit auseinandergedrängten Grenzen einer ursprünglich knospenartigen Anlage. In der Tat sind, wie wir gesehen haben, all diese Säcke durch Auswachsen von cirkumskripten, auf dem Querschnitt knospenförmig gestalteten Rinnen von Sinnesepithel entstanden. Es entspricht dieser Vorstellung auch die Tatsache, daß während der Metamorphose das Sinnesepithel zahllose Mitosen zeigt (cf. Tafelfig. 10 links), dagegen nur höchst spärliche das septale Epithel. Wir können nun jene cirkumskripten Anlagen von Sinnesepithel mit dem Kupfferschen Ausdruck als Plakoden bezeichnen und können demnach die Metamorphose des Riechorganes bei Petromyzon zusammenfassend folgendermaßen schildern.

Die primitiven paarigen Riechsäcke der Larve entstehen aus einer — primären — Riechplakode. Die Oberflächenvergrößerung wird dadurch herbeigeführt, daß innerhalb des septalen Epithels eine Reihe sekundärer Riechplakoden auftritt. Sie entstehen dort am frühesten, wo das Septum am höchsten ist, also vorn; sie verbrauchen das jeweils gebildete Septum und bedingen durch ihr allmähliches Auswachsen die Einbeziehung neuer Bezirke der Decke des Nasengaumenganges. Das Riechorgan von Petromyzon ist kein unpaariger durch Falten in einzelne Kammern zerlegter Sack, sondern es besteht aus einer Anzahl neben dem Septum gelagerter getrennter Säckchen, deren jedes morphologisch einer Riechplakode entspricht.

Nicht alle Säckchen allerdings, das muß einschränkend gesagt werden, entstehen so. Hin und wieder faltet sich der Grund eines Riechsackes ein und bildet zwei unvollkommen geschiedene Faltentäler; so z. B. zweimal auf jeder Hälfte des abgebildeten Modelles. Auf der Höhe einer solchen Scheidewand fehlt natürlich das Nasengangepithel. Aehnlich findet es sich an zwei Falten in Fig. 7. Ueber die Ausdehnung und Bedeutung dieser Art von Säckchenbildung habe ich keine ausreichenden Erfahrungen gesammelt.

Es ist schließlich noch von Wichtigkeit, die knospenartigen Differenzierungen von Riechepithel zu betonen, die sich gerade auf dem modellierten Stadium und noch auf einem anderen sehr reichlich auf den Kuppen der Falten, inmitten des indifferenten Epithels vorfinden. In Fig. 6 sind sie mehrfach zu sehen. Die körperliche Ausdehnung solch einer „Knospe“ zeigt das Modell Fig. 4, Taf. VI auf der dritten unteren Falte der linken Seite. In meinem Vortrage hatte ich ihre Bedeutung zweifelhaft lassen müssen; es erschien mög-

lich, daß sie der Ausgang neuer Faltenbildung seien oder aber nur zum Längenwachstum des Sinnesepithels beitrügen. Nach meinen jetzigen Erfahrungen besitzen diese Gebilde verschiedene Dignität, je nach dem Orte, an dem sie sich vorfinden. Einmal liegen sie am distalen Teil des Septums, bevor es sich von den letzten Riechsäcken abschnürt. Die folgende Skizze Textfig. 13 zeigt die soeben vollendete Abschnürung, die also völlig vergleichbar ist der Abbildung (Textfig. 7 b) eines 10,6 cm langen Ammocoetes. Dicht vor der Abschnürung finden sich an diesem Septum ziemlich reichliche plakodenartige Bildungen, die meiner Ansicht nach somit Anlagen jüngster Riechsäcke darstellen, bestimmt, sich medial am Septum weiter zu entwickeln. Eine andere Bedeutung besitzen die Plakoden auf den Kuppen der Falten. Aus ihnen können nach der ganzen Sachlage keine neuen Riechsäcke entstehen. Es erscheint mir wahrscheinlich, daß sie lediglich zum Längenwachstum der Falten beitragen und mit dem Sinnesepithel verschmelzen, indem das dazwischen liegende integumentale Epithel zu Grunde geht. Auf diese Weise erklären sich die scheinbar in das Sinnesepithel hinein versprengten Inseln von septalem Epithel, z. B. auf Figg. 5 u. 9 Taf. V, wo auch die pilzähnliche Form der an ihrer Basis bereits weiter aufgezehrten Epithelinsel sichtbar wird. Ballowitz beschreibt (p. 3) dasselbe Verhältnis. Man kann, wie Blaue bereits für die höheren Fische beschrieben hat, alle Stadien der Verdrängung dieser Inseln bis zu ihrem völligen Schwunde konstatieren. Wie Blaue (84) das bereits bei höheren Fischen beschrieben hat, so konnte ich mannigfache Stadien dieser Verdrängung des Epithels beobachten. Auch während der Metamorphose scheint ein solches Flächenwachstum des Epithels vorzukommen.


Fig. 13.

Auf die Bedeutung dieser „tertiären" Plakoden, wie man sie nennen kann, wird im 3. Kapitel eingegangen werden.

Ich wende mich zur Betrachtung der weiteren Entwickelung jener oben am Schluß des 1. Kapitels verlassenen Anhangsgebilde des Riechorganes. Sie hatten sich vor der Metamorphose uns dar-

geboten teils als offene Blindsäcke, teils als abgeschlossene cystische Follikel.

Die Bildung dieser Follikel beschränkt sich keineswegs auf den primitiven Riechsack; vielmehr treiben die distalen Enden aller neu entstehenden Säcke, sobald sie hinreichend gewachsen sind, blindsackartige Sprossen, die alsbald die oben für die ersten Follikel beschriebenen Veränderungen durchmachen. Kaensche (89) hat auch in diesem Punkte die genaueste der älteren Beschreibungen gegeben, indem er sagt, daß distal „eine der Zahl der Falten entsprechende Anzahl von blindsackähnlichen Taschen entsteht, die ihrerseits wieder, ähnlich wie bei Ammocoetes, kurz vor ihrer Endigung in Drüsenschläuche zerfallen. Die Menge dieser Drüsenschläuche ist im Verhältnis zu der reicheren Entwickelung der Schleimhaut bei Petromyzon erheblich größer als bei Ammocoetes. Der nach hinten etwas verlängerte Teil der Nasenkapsel ist bei Petromyzon vollständig von ihnen erfüllt“ (p. 225). Ballowitz hat gleichfalls beobachtet, daß die Drüsenpakete jedem einzelnen Riechsacke zukommen (p. 3). Deutlicher zeigt diese Beziehungen mein Modell in seiner hinteren Fläche. Da die follikelartigen Anhänge also in derselben Reihenfolge entstehen, wie die Säckchen, zu denen sie gehören, so folgt daraus, daß die jüngsten nur wenige Follikel zählen, die ältesten ungeheure Konvolute bieten. Tafelfigur 12 stellt z. B. einen Längsschnitt durch ein Riechorgan nach der Metamorphose dar. Der Schnitt geht gerade durch das Septum. Riechepithel erscheint nur tangential in der Mitte des Bildes getroffen. Man sieht hier die ältesten, mächtigsten Drüsenkonvolute den Raum fast bis zur halben Höhe der knorpeligen Nasenkapsel erfüllen. Sie liegen dichtgedrängt neben denen der anderen Seite, so daß sie in der Mittellinie keine Sonderung zulassen. Auch die an den folgenden Säcken sich anschließenden Komplexe drängen sich dazu, so daß ein Querschnitt durch den Grund der knorpeligen Nasenkapsel scheinbar regellos gelagerte größere und kleinere Follikel erkennen läßt, wie es Pogojeff abgebildet hat (Fig. 3 seiner Arbeit). Weiter nach lateral hin wird allerdings die Zugehörigkeit der Follikel zu je einem Riechsäckchen deutlich.

Was die histologischen Verhältnisse dieser Follikel anlangt, so sind in den ersten Anlagen der späteren Komplexe die oben geschilderten Befunde maßgebend. Wenn indes die Follikel voluminöser geworden sind, so greift für die nun noch folgenden Nachschübe ein anderer Entstehungsmodus und eine andere Beziehung zum Riechepithel Platz. Diese jüngsten Follikel entstehen

dann sofort als Cysten im Epithel selbst. Auf Tafelfigur 10 ist ein Stück des Riechepithels desselben Tieres gezeichnet, von dessen Geruchsorgan der oben beschriebene Horizontalschnitt herstammt (Taf. V, Fig. 8). Man sieht außen die bindegewebige Hülle, darüber das mehrzeilige Epithel. Links im Bilde deuten drei Kernteilungsfiguren die reichliche Proliferation der Zellen an. Inmitten der tiefsten Lagen des Epithels haben sich einige Zellen so angeordnet, daß sie einen kleinen Hohlraum umschließen. Solche Bilder finden sich während der Metamorphose selten. Der abgebildete Fall ist der früheste von mir beobachtete. Sehr häufig ist es später nach der Metamorphose, wo dieser Befund die Regel bildet. Vergl. hierzu die folgende Textfig. 14.

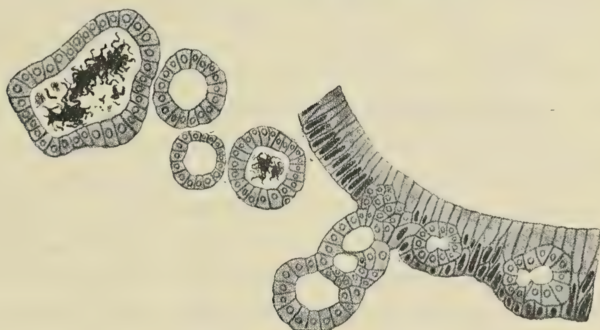


Fig. 14.

Man kann also sagen, daß die follikulären Anhänge ursprünglich als Blindsäcke in offener Kommunikation mit der Oberfläche der Riechschleimhaut stehen und sich später zu geschlossenen Follikeln abschließen. Die späteren Nachschübe indes werden von vorn herein, in einer Art Cänogenese, als geschlossene Follikel angelegt, die als solche sich von ihrem Mutterboden loslösen und in die Tiefe sinken. Einige seltene Ausnahmen habe ich bei einem alten Petromyzon gefunden, wo (vergl. Tafelfig. 11) ein junger Blindsack sich in derselben Weise anlegte, wie bei den allerjüngsten Larven (Fig. 2, Taf. V), ein Beweis für die Zusammengehörigkeit der Erscheinungen. Es fragt sich, ob diese Follikel auch im Zustande definitiver Ausbildung mit den Riechsäcken offen kommunizieren. Beobachtet wurde dies niemals; vermutet wurde es mehrfach (Scott, 82, p. 289, Ballowitz, 1904, p. 3). Ich kann es nicht ausschließen, daß es irgendwo einmal der Fall sein könnte, doch würde es sich dann stets um Fälle, wie den in Fig. 11 abgebildeten, also um einen einzelnen, jungen, eben entstehenden Follikel handeln. Mit Sicher-

heit hingegen vermag ich zu behaupten, daß die definitiven Follikel weder unter sich, noch mit den Riechsäcken kommunizieren.

Es ist jeder Follikel von kubischen Zellen ausgekleidet, an denen ich für gewöhnlich keinen Flimmerbesatz wahrgenommen habe. In einigen Follikeln kommt indes, wie Ballowitz (1904, p. 3) bemerkt, deutlicher Flimmerbesatz vor. Auffällig war mir innerhalb der kubischen Zellen die Erscheinung einer zweiten Zellart; sie hatte die Form einer dickbäuchigen, kurzhalsigen Flasche und zeichnete sich durch etwas intensivere Färbung aus. Besonders deutlich zeigte sich das bei Präparaten, die in Flemmingscher Flüssigkeit fixiert und nach Heidenhains Methode mit Eisenalaun-Hämatoxylin gefärbt waren. Doch kam diese Zellart nicht in jedem Follikel zur Beobachtung. Die Follikel sind stets von einer leuchtend-orangegelben Masse umgeben (vergl. Tafelfigur 13 u. 14), die aus kleinen Körperchen zu bestehen scheint. Ich möchte sie für Blutkörperchen halten, mit denen sie in Größe und Form übereinstimmen, wie man durch den Vergleich mit dem Gefäßinhalt anderer Stellen der Schnitte sehen kann. Es ist aber die massenhafte Ansammlung dieser Zellen, falls es solche sind, schwer zu deuten. Möglicherweise handelt es sich um große Bluträume, von denen die Follikel umgeben sind. Gegenüber der Auffassung, die Scott, Kupffer und Pogojeff, aber auch Kaensche von diesen Gebilden gehabt haben, wurde von mir schon früher betont, daß es sich natürlich keineswegs um „Drüsen“ im Sinne der zuerst bei Amphibien stammesgeschichtlich auftretenden Oberflächenvergrößerungen handeln könne. Die Vermutung lag nahe, und Ballowitz ist zu derselben Ansicht gelangt, daß es sich um Rudimente einst funktionierender Organe handle. Es wurde von mir an die Thyreoidea erinnert, die eine ähnliche Entstehung geschlossener Follikel aus offenen Anlagen aufweist. Welcher Art indes diese ursprünglichen Organe gewesen seien, darüber konnte auch nicht die Spur einer Vermutung bestehen. Ein zufälliger Befund aber scheint mir auf eine ganz bestimmte Annahme hinzuweisen. In einem Falle nämlich fand ich bei einem Geschlechtstiere zu einem Follikel der ältesten Säcke Bündel des N. olfactorius hinziehend (Tafelfig. 13); und so befremdend dies ursprünglich schien, so begreiflich ist es, wenn wir annehmen, daß die follikulären Anhänge rudimentäre Teile von Riechsäcken sind. Auch der eben erwähnte Befund einer zweiten Zellart in der epithelialen Auskleidung der Follikel würde in diesem Sinne zu verwerten sein.

Ich spreche diese Annahme hier aus, weil sie die einzige ist, die uns das Verständnis für die Genese und Lage der eigentümlichen Organe eröffnet, und es würde daher das Riechorgan von Petromyzon sich uns darbieten als ein von hinten her in Verkümmerung begriffenes Sinnesorgan. Es führt das nun auch zu fruchtbaren weiteren Fragen nach der distalen Ausdehnung, die das Riechorgan möglicherweise etwa bei Vorfahren der Petromyzonten besessen hat, und nach den Gründen für seine Rückbildung. Für die erste der beiden Fragen kann allein etwa die Untersuchung der Myxinoiden Material liefern, das noch nicht vorhanden ist. Die zweite Frage indes würde mit der Rückbildung des Hypophysenganges in Zusammenhang zu bringen sein, worauf ich im folgenden Kapitel eingehen werde.

Der weiteren Veränderungen des Geruchsorganes bis zu seiner definitiven Form will ich hier nur kurz gedenken. Vor allem ist eine Unrichtigkeit zu berichtigen, die durch Kaensche in die Literatur hineingelangt ist und leider auch demzufolge in die Darstellungen übergehen mußte, die auf Kaensche zurückgehen. Dieser Autor beschreibt nämlich ganz komplizierte Verwachsungsvorgänge zwischen der medianen Falte und der Decke des Nasengaumenganges, wodurch dieser Gang in seinem unter dem Riechorgan gelegenen Bezirk sich neu bilde und durch 2 seitliche Rinnen zugängig werde. Es können Querschnittsbilder zu dieser Deutung führen, wenn man nicht die ungemein schwierige plastische Vorstellung sich durch Herstellung eines Modelles erleichtert. An der Hand des von mir abgebildeten Modelles, das noch nicht den Endzustand der Entwickelung bildet, wird man sich die folgenden Vorgänge wohl klar machen können. Zunächst wachsen die einzelnen Riechsäcke so weit aus, daß sie distal und proximal annähernd in einer Ebene anfangen und endigen; dadurch wird erstens bedingt, daß die in der Vorderansicht des Modelles glatte, abschüssige Fläche gleichfalls in die Bildung der Falten einbezogen wird. Zweitens wird die Abschnürungsstelle der distalsten Säcke vom Nasengang (cf. Textfig. 7b und 13) demzufolge weit ins Innere des Riechorganes verlagert. Man wird also, wenn dieses Abschnürungsbild in der Serie erreicht ist, nicht wie bisher lediglich noch abgeschnürte Blindsäcke daneben treffen, sondern noch offene Riechtäler. Es sieht demnach so aus, als ob schon inmitten des Riechorganes der Nasengang bereits abgeschlossen ist.

Außer diesem Auswachsen der Riechsäcke scheint aber in der Tat auch ein Vorwachsen des Septums nach vorn hin zu erfolgen. Bereits in dem von mir abgebildeten Modell ist die Form des Septums als die einer flachen Sichel zu erkennen. Stellt man sich die Reihe der Querschnitte vor, so erhält man eine zunächst kurze, später sich immer mehr ventral verlängernde Epitheldoppellamelle. Wenn nun der Fußpunkt des Septums immer mehr proximal rückt, so wird man nach wenig Serienschnitten durch den kurzen oberen Rand sehr bald in die epitheliale Doppellamelle hineinkommen, die unten mit dem Nasengang verwächst. Es läßt sich also zusammenfassend sagen, daß bei völlig entwickeltem Tier das vorher flach sichelförmige Septum die Form einer Lamelle annimmt, deren vorderer Rand so stark konkav ist, daß dorsale und ventrale Anheftungsstelle proximal sehr stark genähert sind. Für den Nasengang hat das die Wirkung, daß sich gleichsam wie durch eine Gaumenbildung ein Dach für ihn und ein Boden für das Riechorgan allmählich nach vorn vorschiebt. Wenn vorher der Nasengang eine Rinne am Boden des Riechorganes in seiner ganzen Ausdehnung bildete, so findet er sich in dieser Situation jetzt nur noch dicht hinter dem Beginn der Regio olfactoria. Alsbald schließt er sich davon ab und verhält sich als ein unter dem Riechorgan verdeckt einherführender Kanal. Das über ihm lagernde Riechorgan ist von dieser Stelle an durch eine wahre Scheidewand in zwei Hälften geteilt.

Von histologischen Unterschieden der Riechschleimhaut in diesem gegen ein jüngeres Stadium ist nur zu sagen, daß tertiäre Plakoden auf den Kuppen der Falten scheinbar nicht mehr vorkommen. Nach dem früher Mitgeteilten ist anzunehmen, daß sie mit dem Epithel der Seitenflächen verschmolzen sind, zu deren Längenwachstum beitragend.

Die feineren Verhältnisse der Riechzellen will ich hier nicht erörtern, da soeben von Ballowitz hierüber eine ausführliche Untersuchung erschienen ist (1904 b). Hingegen muß betont werden, daß, wie Stahr in seinen Präparaten festgestellt hat, auch hier ein enormer Reichtum der Zuführungswege an sensiblen Nerven besteht, und zwar in der Wand des Nasenrohres und der zarten epithelialen Falte, die das Riechorgan gegen den Nasengang hin abschließt. Diese nur Bruchteile eines Millimeters dicke Falte ist namentlich reich an feinsten Nervenfäserchen. Sie ist von ihrer ursprünglichen, schräg von vorn-oben nach hinten-unten geneigten Lage (cf. oben p. 113/114) so ausgewachsen, daß sie, wie es

Kaensche beschreibt, in einem sehr spitzen Winkel gegen den Boden gerichtet ist, und vorn einen herzförmigen Ausschnitt trägt. In dieser Lage und reich versehen mit sensiblen Nerven, muß sie eine wichtige Einrichtung für das Riechorgan von Petromyzon darstellen (vergl. darüber unten). Abgebildet ist die Falte in Tafelfig. 14, ferner auf einem Längsschnitt in Fig. 12 Taf. V.

III. Kapitel.

Vergleichend-anatomische Bedeutung des Geruchsorganes von Petromyzon.

Die drei Ergebnisse der in den beiden ersten Kapiteln mitgeteilten entwickelungsgeschichtlichen Untersuchungen sind folgende. Erstlich konnte dargetan werden, daß das sogen. „Septum" eine der primitiven Anlage des Riechorganes fremde Bildung ist, und zwar ein Bezirk der dorsalen Wand des Nasengaumenganges, der successive in den Komplex des Riechorganes einbezogen wird. Zweitens hat sich ergeben, daß die Bildung der sog. „Falten" in Wirklichkeit auf die Bildung neuer Riechsäcke zurückzuführen ist, die sich inmitten des Septums differenzieren. Drittens endlich konnte es bis zu einem hohen Grade wahrscheinlich gemacht werden, daß die als „Drüsen" bekannten Anhangsorgane der Riechsäcke rückgebildete Teile des Geruchsorganes sind, die wir also möglicherweise als Zeugnis für eine bei den Vorfahren der Petromyzonten bestehende weiter distal sich erstreckende Ausdehnung des Riechorganes betrachten können.

Diese drei Ergebnisse im Verein mit den oben ausführlicher geschilderten Eigentümlichkeiten der Metamorphose sind von einigem Wert für die Beurteilung der so dunklen morphologischen Stellung des Riechorganes von Petromyzon, so daß es gerechtfertigt ist, auf sie in Kürze einzugehen.

Unter allen Fragen, die hier in Frage kommen, ist die wichtigste zweifellos die, ob das Geruchsorgan von Petromyzon paarig oder unpaarig ist. Bereits in der Einleitung habe ich auseinandergesetzt, daß in der Frage

Amphirrhinie oder Monorrhinie?

eine Verwirrung insofern besteht, als man zwischen primitiver und sekundärer Monorrhinie nicht stets deutlich unterscheidet. Gegenbaur (98) hat dies in scharfer Weise getan (p. 953), indem er

die paarigen Riechnerven als ausschlaggebend für die Stellung des Riechorganes ansah und betonte, daß die Monorrhinie von Petromyzon nur aus der Amphirrhinie entstanden sein könne: „Die nächsten Vorfahren der Cyclostomen werden daher Amphirrhine gewesen sein, welche die Duplizität des Olfactorius mit dem Besitze paariger Riechgruben erwarben.“ Aber auch bei Gegenbaur besteht die Vorstellung, daß das Riechorgan trotz seiner paarigen Riechnerven ein unpaariger Komplex sei; es wird also dem Einfluß der Umgebung, die eine Hemmung für die Entfaltung des Riechorganes darbieten solle, eine große Bedeutung beigelegt. Nicht alle Untersucher sind zu dem gleichen Ergebnis gelangt, vielmehr wurden an dem Organ des Geschlechtstieres mehrmals Andeutungen eines paarigen Baues beschrieben, so vor allem von Langerhans (67, p. 3), nach dem 2 Falten, eine obere und untere, die übrigen Falten überragen und einen paarigen Bau andeuten. Ballowitz (1904, p. 2) machte kürzlich dieselbe Angabe. Pogojeff (88, p. 3/4) bestritt jene Angabe von Langerhans völlig, Kaensche (89, p. 225) ergänzte sie dahin, daß es nicht 2 Falten (dorsale und ventrale) seien, sondern eine einzige, die in ihrer vorderen Kante eine weite Ausbuchtung besitze. Nach meinen Untersuchungen bestätige ich, wie schon vorher bemerkt, die Beschreibung von Kaensche, der zugleich erklärt hat, wie Langerhans zu der seinigen gekommen ist. Die Angabe von Pogojeff wird begreiflich, wenn man berücksichtigt, daß bis zu dem von mir rekonstruierten Stadium nur durch genauestes Studium richtig orientierter Serien die besondere Dignität der oberen Falte erkennbar ist. Pogojeff konnte das also leicht übersehen, wenn er nur jüngere Petromyzonten untersuchte. Wir sehen nun, daß selbst Ballowitz trotz seiner eigenen Angabe schlechthin von dem „unpaarigen Geruchsorgan von Petromyzon“ spricht (1904, p. 1). Die Ursache dieses Widerspruches aber, wie er sich hier bei Ballowitz, oben bei Gegenbaur und bei vielen anderen Autoren ergibt, liegt darin, daß man nicht zwischen dem unpaarigen Nasenloch und der Regio olfactoria unterscheidet.

Ich bespreche hier nur die Regio olfactoria im engeren Sinne, und in betreff dieser ist es nach meinen Untersuchungen geboten, noch weit über die Annahme jener Autoren hinauszugehen. Allerdings besitzt die mediane Falte eine ganz besondere Dignität; sie überragt alle anderen; aber sie repräsentiert das Septum, das als eine Bildung eigener Art von der dorsalen Wand des Hypophysenganges ableitbar ist und bei der Larve entsteht, um

sich bis zur definitiven Ausbildung des Organes hin zu erhalten. Außerdem aber ist die Anordnung der Falten jederseits nicht regellos: vielmehr besteht das gesamte Riechorgan aus einer Anzahl durchaus isolierter Säckchen, die bilateral-symmetrisch jederseits längs des Septums aufgereiht sind. Es handelt sich also nicht um eine unpaarige Endausbreitung paariger Riechnerven, sondern den paarigen Riechnerven entspricht ein durchaus paariges, symmetrisches Endgebiet. Es findet dies statt trotz der Verlagerung in die Tiefe, so daß von einer sekundären Monorrhinie der Regio olfactoria in Zukunft nicht zu reden sein wird.

Ganz anders liegt nun die Frage nach der primären Monorrhinie. Wenn wirklich, wie wir in Zukunft festhalten müssen, die Petromyzonten zu jeder Zeit ihres individuellen Lebens eine paarige Regio olfactoria besitzen: welcher Deutung unterliegt der vorübergehende Zustand, in der das Organ durch eine unpaarige Riechplatte, später durch einen unpaarigen Riechsack repräsentiert wird?

Die unpaarige Riechplakode ist von Kupffer (94a u. b, 95) auf ein unpaariges Riechorgan von Amphioxus, die „Flimmergrube", bezogen, ihr Auftreten in der Entwickelung von Ammocoetes also in palingenetischem Sinne aufgefaßt worden. Kupffer legte nicht nur Wert auf die Unpaarigkeit, sondern auch auf die Topographie, die Lage am Neuroporus, weil auch die Flimmergrube des Amphioxus am offenen Neuroporus liege. An einem dieser beiden Attribute, die Kupffer der unpaaren Plakode zuschreibt, kann Kritik geübt werden: Es entspricht nämlich nicht genau die Lage der Plakode der Schlußstelle des Neuroporus[1]), wenigstens nicht bei Bdellostoma, wo ventral am Kopfe bereits eine Nasenanlage vorhanden ist, während dorsal der Neuroporus noch offen ist (Kupffer 1900, p. 11, Fig. 6). Auch bei Ammocoetes ist die Beziehung so innig nicht, wie sie Kupffer geschildert hat, insofern zwar die Plakode am Orte des Neuroporus entsteht, jedoch erst nach dessen Schluß (Lubosch 1901, p. 412). Indes scheint es mir unerheblich, auf diese Divergenz Wert zu legen, weil, wie wir gleich sehen werden, auch bei Ammocoetes noch andere, viel mehr ventral gelegene Ektodermstrecken für die Bildung von Riechplakoden herangezogen werden müssen. Man kann das Organ des Amphioxus sehr wohl als Ausgangspunkt annehmen, ohne Konstanz der Topographie fordern zu müssen; denn

1) Dies betonte bereits Haeckel (1895, p. 116).

die Funktion, die das Flimmerorgan bei Amphioxus (und Tunicatenlarven, Gegenbaur) besessen hat, Wasser in den offenen Neuroporus zu strudeln, ist längst verloren gegangen, und es kommt für die Cranioten mehr auf das ins Ektoderm verlagerte Neuroporusmaterial (centrogene Zellen, Kupffer) an als auf Beibehaltung der Lage, die von ontogenetischen Einflüssen bedingt ist (vergl. hierzu Lubosch 1901, p. 412/413).

Ueberhaupt gibt uns die Ausdehnung der primitiven Plakode keineswegs einen Anhalt für die Ausdehnung der zu späteren Riechzellen bestimmten Ektodermzellen. Wenn später in der dorsalen Wand des Hypophysenganges neue Sinnesorgane in Form sekundärer und in dem Epithel der Faltenkuppen in Form tertiärer Plakoden auftreten und wenn von ihnen neue Aeste des Riechnerven ausgehen, so müssen all die Epithelzellen, die hier zu Riechzellen geworden sind, von frühen Stadien der Differenzierung an mit dem Vorderhirn in Zusammenhang gewesen sein.

Es folgt mit Notwendigkeit daraus, daß auch in dem Zellmaterial, das die dorsale Wand des Nasengaumenganges liefert, von Anfang an „centrogene“ Zellen gelegen sein müssen, und nicht nur in dem Bezirk, der die primäre Riechplakode liefert. Es ist das auch verständlich, gerade bei Ammocoetes, wo die Entwickelung des Hypophysenganges so klar ist. Wir wissen, daß seine Anlage als eine im Längsschnitt dreiseitige Kuppe entsteht, deren Spitze gegen den vom Nervenrohr und Darm gebildeten Winkel hingerichtet ist. Die spätere dorsale und ventrale Wand unterscheiden sich auf diesem Stadium bereits durch ihre Beziehungen zu den Nachbarorganen. Nur die dorsale Wand liegt dem Gehirn an; die ventrale dagegen ist dem Ektoderm angeschlossen.

Abgesehen von der Lage bewog Kupffer wesentlich die Unpaarigkeit der Anlage, sie für eine ontogenetische Rekapitulation des unpaarigen Acraniergeruchsorgans zu halten. Die paarigen Plakoden, die er gefunden hatte, zugleich mit Rücksicht auf seine Befunde bei Acipenser, beurteilte er weiterhin als Zeugnis dafür, daß im gesamten Craniotenstamme in einheitlicher Weise zwei laterale Plakoden zum funktionierenden Geruchsorgan werden, während die unpaarige Plakode nur vorübergehend in der Ontogenese zur Erscheinung komme.

Auch Haeckel ist der Ansicht (1895, § 115, 116, p. 122, 123), daß die unpaare Plakode von Ammocoetes dem unpaaren Trichter von Amphioxus entspricht. Haeckel betrachtet sogar auch weiter-

hin das Riechorgan der Larve als Zeugnis für den Besitzstand des Urwirbeltieres, indem er (l. c. p. 211, 212) die Ammocoeteslarve eines Stadiums erwähnt, „in welchem der Kopf das vordere Drittel der Körperlänge einnimmt und eine einfache kolbenförmige Hirnblase umschließt; an ihrem Vorderende liegt (über dem Gaumensegel) ein unpaarer Nasentrichter (Neuroporus) . . .“ Insofern aber weicht HAECKEL von KUPFFER offenbar ab, als er in den paarigen Gruben der Fische nicht einen völligen Neuerwerb sieht, sondern sie als die Produkte der Spaltung des primitiven unpaarigen Riechsackes betrachtet (l. c. § 115 und § 223). Es hat sich nach HAECKEL diese völlige Auseinanderlagerung im Verlaufe der Ahnenreihe der Selachier vollzogen, die also echte Amphirrhine sind, während die Cyclostomen erst in älteren Stadien den Beginn einer Spaltung des Riechapparates (§ 115, 116, p. 124) zeigen.

Ganz im Gegensatze dazu stützt sich GEGENBAUR auf die frühzeitig ontogenetische Existenz zweier Riechnerven (cf. oben p. 126).

Er faßt die unpaare Plakode von Ammocoetes daher erst als einen Erwerb dieser Form auf, der jeden direkten Anschluß an ältere Formen, wie Amphioxus, vermissen lasse, vielmehr einen älteren amphirrhinen Zustand „notwendig voraussetze“. Nach KUPFFER und HAECKEL ist somit die unpaarige Riechplakode von Ammocoetes eine palingenetische, nach GEGENBAUR eine cänogenetische Bildung.

Für die Entscheidung dieser Fragen sind nun die Befunde, die ich in den vorhergehenden Kapiteln dargestellt habe, nicht bedeutungslos.

Wenn nämlich zunächst im Sinne KUPFFERS die unpaare Plakode von Ammocoetes in ihrer Gesamtheit auf das Flimmerorgan von Amphioxus bezogen und die Riechsäcke von Ammocoetes als völliger Neuerwerb betrachtet werden sollen, so müßte man fordern, daß jene Plakode zu Grunde gehe und zum paarigen Aufbau des Organes nichts beitrage. Dieser Forderung entsprechen scheinbar die Gnathostomen besser als die Cyclostomen, denn dort entsteht nach Schilderung von KUPFFER für Acipenser (93, p. 115) und SUND (1904) für Spinax niger eine unpaarige Riechplakode, die sich, ohne an der Bildung der paarigen Riechsäcke teilzunehmen, zurückbildet. Nicht so sicher konnte man bisher über die Schicksale der unpaaren Plakode bei Cyklostomen sein. KUPFFER selbst war für Ammocoetes im unklaren. Er ver-

mutete (95, p. 20—22), daß die unpaarige Plakode sich zu dem epithelialen Septum umbilde und zu diesem Zwecke ihr hohes Epithel in das niedrige kubische umwandle. Meine Untersuchungen haben nun dargetan, daß diese KUPFFERsche Auffassung nicht zutrifft, und daß die Zellen der unpaarigen Plakode nicht in die Bildung des Septums, sondern in die Bildung der Riechsäcke eingehen. Somit kann kaum ein Zweifel darüber bestehen, daß bereits in der unpaarigen Plakode ein paariges Element präformiert sei, und daß die Ansicht von der cänogenetischen Bedeutung dieser Plakode nicht nur durch die von GEGENBAUR betonte Existenz zweier Riechnerven, sondern allein schon durch die Verfolgung ihrer Schicksale als richtig erwiesen wird. Somit findet die Spaltung des Riechorganes nicht erst bei den Petromyzonten statt, sondern wird von ihnen bereits als Erbteil empfangen. Diese Spaltung muß nach der phylogenetischen Stellung der jüngsten Ammocoetesstadien schon bei den Archicraniern eingetreten sein. Diese Tiere werden ein Geruchsorgan besessen haben, wie es etwa ontogenetisch durch meine Textfiguren 1 und 3, sowie durch die Figg. 1 und 2 auf Taf. V repräsentiert wird.

Die weiteren Aufschlüsse über die Entwickelung des Riechorgans von Petromyzon während der Metamorphose lehren nun aber bei vergleichender Betrachtung, daß hier beträchtliche, bisher übersehene Uebereinstimmungen zwischen Petromyzon und den Gnathostomen bestehen. Denn es ist das „Hypophysenseptum", dessen Entstehung und Bedeutung zu zeigen meine Hauptaufgabe war, ein dem ursprünglichen Riechorgan gerade so fremder Bestandteil, wie es der Bezirk des Ektoderms zwischen den paarigen Riechgruben der Gnathostomen für das Riechorgan dieser Tiere ist. Das Auftreten des Septums im Riechorgan von Ammocoetes begründet die Abgrenzung eines wichtigen ontogenetischen Stadiums, dessen phyletischen Wert wir zu bestimmen haben. Dieser Wert ist der einer weiteren Etappe auf dem Wege stammesgeschichtlicher Weiterbildung des Riechorgans, die uns die bei den Archicraniern erst gespaltene Riechgrube nunmehr in zwei völlig gesonderte Riechsäcke auseinandergetreten zeigt. Die in der Ontogenese von Gnathostomen vorkommende unpaare Riechplakode (Acipenser KUPFFER, Spinax niger SUND, Schaf? ROSSI) würde demnach im Gegensatze zu der cänogenetischen von Ammocoetes als palingenetisch zu betrachten sein und würde uns die Ausdehnung der Strecke angeben, die die paarigen Riechgruben

bei ihrem allmählichen Auseinandertreten zurückgelegt haben. Die beiden erwähnten Stufen der Differenzierung werden wir als Protamphirrhinie (Auftreten einer Spaltung des Riechsackes im Sinne HAECKELS) und Mesamphirrhinie (Auseinanderrücken der Säcke, verbunden mit der Entstehung einer epithelialen Scheidewand) bezeichnen können und erblicken in beiden Zustände, die bereits den Archicraniern und den von ihnen zunächst ausgehenden Formen eigentümlich waren. Der Wert der Larvenform beruht darin, daß sie uns nacheinander den protamphirrhinen und mesamphirrhinen Zustand des Craniotenriechorgans zeigt. Gemeinsam müssen aber auch noch eine Reihe von jüngeren Stadien notwendig gewesen sein mit Rücksicht auf die Tatsache, daß die Art der Oberflächenvergrößerung bei Cyclostomen und Selachiern Homologisierung zuläßt (Metamphirrhinie). Für Petromyzon läßt sich daher mit Sicherheit sagen, daß seine Regio olfactoria die Ausbildung einer vorgeschrittenen Amphirrhinie besitzt (Metamphirrhinie, s. o.).

Wenn nach all dem für Ammocoetes und Petromyzon hinsichtlich ihrer Regio olfactoria mir ein engerer Anschluß an die Gnathostomen vorzuliegen scheint, so ist die eigentliche Schwierigkeit in der Homologisierung des Riechorgans von Petromyzon mit dem der Gnathostomen dadurch keineswegs überwunden. Diese liegt nicht in der Anordnung der Riechsäcke selbst; sie liegt vielmehr in den rätselhaften Beziehungen des Riechorgans zum Hypophysengang, und ehe wir nicht sicherere Vorstellungen über die älteste Einrichtung dieses Ganges besitzen, ist jede Mühe, sich eine Ansicht über die Lage des Riechorgans bei den Vorfahren der Petromyzonten zu bilden, vergeblich. Ebenso wie der Hypophysengang das einzige „Unpaarige" an dem Riechorgan von Petromyzon bildet, ebenso besteht wahrscheinlich durch diese unpaarige Einrichtung allein auch zwischen den Cyclostomen und den Stammformen der Wirbeltiere eine engere Beziehung, aus der sich die Gnathostomen gelöst haben.

Daß es sich bei diesem Gange lediglich um einen Hilfsapparat des Riechorgans handle, wie es GEGENBAUR meint, erscheint mir wegen seiner frühzeitigen Anlage bei Ammocoetes und wegen des langen Bestandes seines ektodermalen Anteils bei Wirbeltieren nicht wahrscheinlich. Wahrscheinlich ist mir aus diesen Gründen, daß es ein Gang von selbständiger Bedeutung ist, der einen Besitz der Cyclostomenahnen darstellt.

Mit diesem Gange ist aber das Riechorgan in engere Beziehung getreten, und diese Beziehung muß sehr innig gewesen sein, da wir ja noch jetzt aus seiner dorsalen Wand Sinnesplakoden sich bilden sehen. Von hohem Interesse ist hierfür eine Beobachtung, die ich gemacht und in Fig. 3, Taf. V abgebildet habe. Distal von den eigentlichen Riechsäcken bildet hier die Decke des platten Lumens des Nasengaumenganges einen cystischen Follikel, denjenigen gleich, die dorsal davon als follikuläre Anhänge der eigentlichen Riechsäcke liegen. Auch diese follikulären Anhänge, deren Bedeutung oben als die rudimentären Riechsäcke erkannt wurde, kommen für die Beziehungen zwischen Riechorgan und Nasengang in Betracht. Möglicherweise hängt die Rückbildung des Hypophysenganges mit der Rückbildung des Riechorganes zusammen.

In betreff der oben in Betracht gezogenen „medianen Riechplakode" der Gnathostomen sind in letzter Zeit mehrfache Untersuchungen angestellt worden. Berliner (1902) hat sie bei Acanthias vermißt. Peter (1902) gibt die Existenz einer medianen Zellverdickung bei einer Reihe von Gnathostomen zu, meint indes, daß es sich hier um Bildungen handle, die beim Schluß von Falten oder Gruben infolge einer „Stauung" des einander entgegenwachsenden Zellmaterials entstünden. Neuerdings tritt ihm Rossi (1904) bei, der bei Mus decumanus und Lepus cunic. Zellverdickungen antraf, jedoch keine Zellvermehrung darin, wie auch keine Verbindung mit den lateralen Riechplakoden. Rossi schließt sich für diese Fälle der Peterschen Auffassung an. — Diesen Ergebnissen neuerer Forschungen gegenüber besitzt eine Untersuchung von Sund (1904) besonderen Wert. Sund beschreibt hier eine sehr ausgedehnte unpaarige Sinnesplakode und schildert nun die Bildung der paarigen Riechnerven, wie folgt (p. 653): . . „man sieht . . von zwei symmetrisch belegenen Punkten der Innenseite der (— unpaaren —) Plakode aus eine Einwanderung von Zellen vom Sinnesepithel nach dem Gehirn zu. Die Zelleneinwanderung wird während des weiteren Wachstums des Geruchsorganes fortgesetzt und dadurch die Grundlage für die paarigen Geruchsnerven gebildet." — Bei Spinax haben wir also eine „unpaare Sinnesplakode", auf deren Kosten die paarigen Riechnerven sich bilden, während der nicht dazu verwendete Teil der Rückbildung anheimfällt.

Hier ist also das sonst vermißte Attribut, der Zusammenhang zwischen der medianen Verdickung und den „lateralen Plakoden"

— denn nichts anderes sind die ersten Anlagen der Riechnerven — vorhanden, und es kann nach den SUNDschen Zeichnungen kein Zweifel über die Berechtigung existieren, bei Spinax von einer medianen Riechplakode im KUPFFERschen Sinne zu sprechen. Ich kann es nicht für berechtigt halten, bei höheren Formen den Nachweis eines solchen Zusammenhanges noch zu verlangen, wie es ROSSI (l. c.) tut: sieht man doch gerade z. B. in der Metamorphose von Petromyzon, wie mitten im indifferenten Epithel neue Riechplakoden ohne Zusammenhang mit den bereits vorhandenen entstehen. Warum sollte nicht in frühesten Stadien das „centrogene“ Material bereits nach lateral verlagert sein, um später isoliert im Epithel zu erscheinen, während eine sich bemerkbar machende mediane Zellverdickung bereits der Rückbildung verfällt, ehe sie die laterale Plakode erreicht!

Das Fehlen der erwähnten Verbindung zeichnet einen Befund aus, den ich als zweiten, neben dem von SUND zu Gunsten der KUPFFERschen Lehre anführen kann. ROSSI (1904, s. o.) stellt ihn selbst seinen anderen gegenüber und hebt mehrere wichtige Charaktere einer medianen Zellverdickung hervor, die er beim Schafembryo mit zerstörter Rachenhaut gefunden hat. Sie erstreckt sich durch 12 Serienschnitte, ist ziemlich dick (10 μ) und zeigt Kernteilungen. Sehr interessant ist vor allem ihre Lage. Sie findet sich kurz vor der Stelle, wo die Rachenhaut gelegen hat, und reicht mit ihrer hinteren Ausdehnung bis zur Hypophysentasche (!). Der Schnitt zeigt ceteris paribus dasselbe, was ein Längsschnitt durch den Kopf von jüngsten Ammocoeten zeigt. ROSSI fand diese Verdickung in 4 Fällen bei Schafembryonen, und obwohl er im Beginn seiner Arbeit der PETERschen Auffassung beistimmt, zeigt er sich hier zweifelhaft, denn er fragt mit Recht: „Wie kann ein Stauungswulst derartige Eigentümlichkeiten und derartig dauerndeu Bestand erwerben, wodurch er ein völlig abweichendes Aussehen erhält?“ — Außer dem fehlenden Zusammenhang mit den paarigen Plakoden, hindert ihn, soweit ich sehe, nur die „zu weit kaudale“ Lage, jenes Gebilde im KUPFFERschen Sinne zu deuten. Gerade diese Lage scheint mir indes sehr bedeutungsvoll zu sein, und wenn ROSSI selbst ihre Bedeutung zunächst zweifelhaft läßt, so scheint es mir erlaubt, die von ihm beschriebene Zellverdickung als eine mediane Riechplakode zu erklären.

Von jenem Befunde SUNDS (s. o.) fällt schließlich möglicherweise auch Licht auf die von KUPFFER beschriebenen, indes nicht wieder bestätigten lateralen Plakoden von Ammocoetes. Sicherlich

handelt es sich hier, wie bei Spinax, um die Entstehung der Riechnerven, die nach Kupffers sonstigen Darstellungen schon sehr früh auftreten und sich offenbar gerade so auf Kosten der medianen Zellverdickung bilden, wie bei Spinax. Auch das von der medianen Verdickung völlig abweichende Aussehen der lateralen Plakoden (cf. 95, p. 6, Fig. 6 u. 7) spricht hierfür.

Wenden wir uns nunmehr zur Erörterung eines weiteren Ergebnisses der mitgeteilten Untersuchungen. Es führt uns dies auf die

Bedeutung der „Plakoden" für den Aufbau der Riechschleimhaut.

Peter (1902) betont in seiner Einleitung über die Entwickelung des Geruchsorganes die einheitliche Entstehung der Riechschleimhaut. Die „Riechplatte ist es allein" — sagt er — „welche Sinneszellen liefert, und von ihr allein gehen die ersten Entwickelungsvorgänge aus. Die Elemente der Platte vermehren sich beträchtlich, ... sie bilden durch aktives Wachstum eine Grube, und auch die weiteren Gestaltsveränderungen gehen durch Betätigung des Riechepithels selbst vor sich und sind nicht als passive Einstülpungen durch Bindegewebe aufzufassen" (p. 2). Soweit hierin die Bedeutung des Epithels für die Formbildung des definitiven Organes betont ist, bilden meine Befunde bei Petromyzon eine völlige Bestätigung dieses Satzes.

Anders ist es mit der Auffassung eines einheitlichen Ausganges für die gesamte Riechschleimhaut von einer Plakode. Diese, soweit ich sehen kann, für die Riechorgane aller Wirbeltiere angenommene Vorstellung ist unzutreffend für Petromyzon. Die Riechschleimhaut von Petromyzon setzt sich zusammen aus völlig voneinander geschiedenen, gegen mehr indifferentes Epithel wohl abgegrenzten Epithelbezirken, deren jeder uns in seiner ersten Entstehung als Plakode entgegentritt.

Fassen wir die morphologische Bedeutsamkeit dieser Erscheinung ins Auge, so werden wir zu ähnlichen Erwägungen geführt, wie sie vor Jahren Blaue (84) in seiner Knospentheorie angestellt hat, die deswegen aber der Vergessenheit anheimfallen mußte, weil er einen unstatthaften Vergleich zwischen gewissen knospenförmigen Gebilden in der Riechschleimhaut und den Geschmacksknospen gezogen hatte.

Blaue hatte behauptet, daß bei vielen Knochenfischen und Amphibien die Riechschleimhaut aus einer Anzahl einzelner „Knospen“ zusammengesetzt sei. Diese „Knospen“ schilderte er als tonnenförmige, von Sinnesepithelien zusammengesetzte Gebilde, die auf dem Querschnitt mit erhabenem Rande gegen integumentales Epithel abgegrenzt seien. Diese Schilderung würde wörtlich auf die oben von mir mehrfach gegebene anwendbar sein. Blaue beschreibt nun weiter die Riechschleimhäute zahlreicher Fische und Amphibien, bei denen zwar das Sinnesepithel bereits größere Flächen kontinuierlich überziehe, indes zwischen den Riechzellen noch einzelne Inseln von Epithel enthalte. Auch hierfür kann ich außer Blaues Figuren Beispiele meiner eigenen Präparate beibringen, wovon eines oben mitgeteilt worden ist (cf. p. 119 oben; vergl. ferner bei Ballowitz). Schließlich beschreibt Blaue extreme Fälle, in denen die Riechschleimhaut in Falten erhoben ist und wo indifferentes Epithel die Kuppe der Falten bedeckt, während das Sinnesepithel mit charakteristischer Grenze seitlich davon aufhört. Dies ist, wie ersichtlich, bei Petromyzon die Regel.

Die Blaueschen Befunde also kann ich für Petromyzon bestätigen. Angezweifelt in ihrem tatsächlichen Vorkommen sind sie auch nirgends worden. Blaue hat nun die bei verschiedenen Formen beobachtete Anordnung der Riechschleimhaut in eine Reihe gebracht und hieraus auch eine genetische Reihe konstruiert, wonach er vermutete, daß in jedem Falle die Riechschleimhaut primär aus „Knospen“ entstehe, die später entweder selbständig blieben, oder in mannigfacher Weise konfluierten.

Blaue glaubte nun zwischen seinen „Riechknospen“ und den Geschmacksknospen eine Homologie aufweisen zu können und glaubte daher, daß die Riechschleimhaut aus ähnlichen Endknospen zusammengesetzt sei, wie sie einzeln vorkommend die Geschmacksorgane bildeten. Diese Theorien wurden natürlich durch die Kenntnisse vom feineren Bau der „Geschmacksknospen“ und durch den Nachweis ihrer Innervation über den Haufen geworfen.

Als ich in meinem Vortrage (1904) an die Blauesche Arbeit erinnerte, geschah dies zu dem Zwecke, den meines Erachtens richtigen Kern seiner Auffassung von der irrtümlichen Fassung zu befreien, und unter ausdrücklicher Betonung der Tatsache, daß wir uns der histologischen Unterschiede zwischen Riechknospe und Geschmacksknospe bewußt bleiben müßten. Es verstand sich von selbst und es ging auch aus meinem Vortrage hervor, daß die sog. Riechknospen „Inseln von Riechepithel“ (Stöhr, Verhandl., der Anat. Ges. 18. Vers. Jena, p. 78) sind. Ebenso verstand es sich von selbst, daß der „Typus der Nervenendigungen in den Endknospen von dem der Endigungen in der eigentlichen Riechschleimhaut so verschiedener Art ist, daß man sich einen Ueber-

gang, eine Umwandlung des einen in den anderen im Sinne von Blaue kaum denken kann" (Retzius, ibid. p. 77).

Es wären diese Mißverständnisse vermieden worden, wenn ich gleich damals, wie es mir jetzt geboten erscheint, die fraglichen Elemente der Riechschleimhaut von Petromyzon als Plakoden bezeichnet hätte. Dieser Ausdruck ist, wie bekannt, von Kupffer zuerst vorgeschlagen worden für ektodermale Epitheldifferenzierungen, die teils Sinnesorgane, teils Ganglien lieferten (Studien [94], Heft 2, p. 64, und Sitzungsber. d. Münch. Akad. [94], p. 57).

Kupffer selbst hat die bedeutsame Folgerung gezogen, daß diese Plakoden ontogenetische Rekapitulationen ancestraler Sinnesorgane seien. Er bezieht sich dabei auf Retzius und seine Untersuchungen über den Bau der Sinnesorgane bei Wirbellosen und Wirbeltieren. Retzius hatte den Standpunkt vertreten, daß stammesgeschichtlich die Sinnesorgane gewisser wirbelloser Tiere ursprünglich nur solche Sinneszellen besäßen, die im Integument lägen und ihren Neuriten ins Zentralorgan sendeten. Ein Einsinken dieser Ganglien in die Tiefe und ein allmähliches zentripetales Vorwandern sei auf stammesgeschichtlichen Stadien zu beobachten. Die Sinnesorgane höherer Tiere seien derartig abgeänderte Sinnesorgane, während der primitive Zustand sich lediglich am Geruchsorgan erhalten habe [1]).

Zusammenfassende Darstellungen des Verhaltens der Hautsinnesorgane bei Wirbellosen finden wir bei Gegenbaur (p. 850 ff.) sowie sehr ausführlich bei Schneider (1902), dessen Werke ich einige Einzelangaben entnehmen möchte. Er sagt:

p. 371. „Bei Nereis diversicolor finden sich nach Retzius Sinneszellen im Integument, die ihren Fortsatz ins Bauchmark entsenden. Sie finden sich am ganzen Körper, kommen aber auch in Gruppen als Organe vor, besonders an den Cirrhen, wo sie sich zu einem Längsstreifen ordnen".

p. 391. Bei Lumbricus (nach Hesse und Retzius). „In bestimmten Segmenten trifft man zwischen den Deckzellen Gruppen von Sinneszellen an, „die ihrer Form nach als Sinnesknospen bezeichnet werden" (!) Neben den Knospen (!) kommen auch viele einzelne Sinneszellen vor. Die Imprägnation

---

1) Neuerdings ist auch Burckhardt (1902) für eine Ableitung des Riechorgans, wie der übrigen Sinnesorgane von Plakoden eingetreten. Auch er weist dem Riechorgan die primitivste Stelle an (p. 5). Die speziell von ihm vertretenen Theorien können im Rahmen gegenwärtiger Darstellung nicht berücksichtigt werden.

mit Silber und einfache Schnittbilder zeigen — wie ich hervorhebe — völlige Uebereinstimmung mit den GOLGI-Präparaten der Riechschleimhaut" (!).

p. 430. Bei Hirudo medicinalis. „Die Sinneszellen liegen in sog. Tastkegelchen in Bündeln beisammen. Sie ziehen sich basal in eine Nervenfaser aus, die zum Bauchmark tritt."

p. 462. Bei Branchipus stagnalis. „Die Sinneszellen sind bei allen Borsten der Arthropoden, welche eine Sinnesfunktion äußern, nachgewiesen worden ... Die von den Zellen ausgehenden sensiblen Nervenfasern begeben sich in die Zentren ..."

p. 481. Bei Palaemon squilla. „Die von außen in das Bauchmark einstrahlenden Fasern gehören zu sensiblen Zellen, die in der Haut vereinzelt liegen ..."

Wenn nun von RETZIUS, KUPFFER u. a. das Riechorgan der Wirbeltiere jenen Sinnesorganen Wirbelloser als nahestehend aufgefaßt wird, um wieviel gewinnt diese Annahme an Wahrscheinlichkeit durch meinen Befund bei Petromyzon, wobei besonders zu beachten ist, daß gerade ein so überaus primitives Wirbeltier uns diesen Befund in voller Klarheit vor Augen führt. Eine große Kluft, die schwer zu überbrücken war, bestand zwischen der großen, flächenartigen Ausdehnung, die die Riechschleimhaut aufweist und den cirkumskripten Plakoden. Jetzt zerlegt sich für uns die Riechschleimhaut bei Petromyzon in eine größere Anzahl kleinerer Bezirke, deren Entwickelung uns auf denselben Ausgang hinführt, wie ihn die erste Anlage des Geruchsorganes überhaupt aufweist. Betrachten wir die Entwickelung bei Petromyzon unter diesem Gesichtspunkte, so finden wir, daß die Oberflächenvergrößerung während der Metamorphose gleichsam eine protrahierte embryonale Entwickelung darstellt, indem sie an das Auftreten neuer „sekundärer" Plakoden geknüpft ist. Ja selbst das Längenwachstum der Falten wird nicht ausschließlich durch Teilung der Zellen in den vorhandenen Sinnesbezirken bewirkt, sondern auch durch das abermalige Auftreten „tertiärer" Plakoden auf der Kuppe der Falten.

So ist es durchaus berechtigt, die Riechschleimhaut von Petromyzon als die Summe differenter Plakoden zu betrachten, deren jede ein ancestrales Sinnesorgan repräsentiert.

Mit der Betrachtung der Riechorgane der Gnathostomen betreten wir ein vorderhand der Hypothese angehöriges Gebiet. Die Frage aber liegt natürlich nahe, ob sich auch dort Anhaltspunkte für eine Zusammensetzung der Regiones olfactoriae

aus Plakoden ergeben. Die Befunde von Blaue sind durchaus verheißungsvoll, wenngleich sie aus einem gleich zu erwähnenden Grunde der Nachprüfung bedürfen. Ich erwähne auch einen den Blaueschen ähnlichen Befund von Dogiel (Stör). Besonders interessant sind die Verhältnisse der Selachier, um so mehr, als hier eine Uebereinstimmung der Schilderungen von Peter und Sund besteht. Diese Verhältnisse würden in der Tat eine Homologie mit denen von Petromyzon zulassen (siehe oben p. 131). Wir finden nämlich bei Selachiern an der medialen Wand der Riechsäcke zwei voneinander getrennte Serien der sog. Schneiderschen Falten, die auch nacheinander angelegt werden. Wie die kurze und leider nicht sehr klare Schilderung von Sund erkennen läßt, entsteht nun der zweite Schub von Schneiderschen Falten im Zusammenhange mit einem neuen Aste des Riechnerven. Nach unseren Kenntnissen von der Entstehung des Riechnerven könnte man die Vermutung hegen, daß jeder Komplex von Falten einer Plakode entspräche. Bemerkenswert ist auch, daß die Faltenbildung, wie bei Petromyzon, von der medialen Seite, d. h. von der Nasenscheidewand ausgeht und es würden die Zustände ziemlich ähnlich werden, wenn wir uns das Septum von Petromyzon als eine auf der Oberfläche des Kopfes gelegene Nasenscheidewand vorstellen.

Es eröffnet uns jedenfalls der Bau der Riechschleimhaut von Petromyzon eine große Reihe neuer Aufgaben auf dem Gebiete des Geruchsorganes der Gnathostomen. Vornehmlich liegen diese Aufgaben auch auf entwickelungsgeschichtlichem Gebiet, wobei die Frage zu entscheiden sein wird, ob das Epithel, das nach Blaue bei vielen Teleostiern die Kuppe der Falten bedeckt, dort primär sich befindet, oder sekundär erst entsteht. Madrid-Mureno (87) hat hierüber Untersuchungen angestellt, deren Ergebnis der Blaueschen Darstellung nicht günstig war. Demgemäß stellt auch Peter die Verhältnisse, dem Gedankengange Madrid-Murenos folgend, so dar, daß die Kuppe der Falten dem Reiz des Wassers besonders ausgesetzt sei und jenes Epithel als eine Schutzeinrichtung ausbilde.

Inwieweit das für Teleostier zutrifft, bedarf weiterer Nachforschung. Für Petromyzon ließ sich wenigstens nachweisen, daß diese Annahme nicht in Betracht kommt. Es ließe sich auch das Argument geltend machen, daß ja das Riechepithel (d. h. Sinneszellen + Stützzellen) dem einströmenden Wasser angepaßt sein muß und daß nicht recht zu begreifen wäre, warum zwei dicht nebeneinander liegende Bezirke der Falten so verschieden reagieren sollten. Bei Petromyzon habe ich oben (p. 118) darauf aufmerk-

sam gemacht, daß gelegentlich auch Faltungen einer Epithelstrecke vorkommen. Es wäre möglich, daß solche einfachen Faltungen bei Gnathostomen häufiger auftreten, wo man dann natürlich nach indifferentem Epithel vergeblich suchen wird. Es bedürfen also diese Fragen weiterer Klärung.

Worin liegen nun die tieferen Gründe für die Erscheinung, daß die primitiven Organe des Hautsinnes der wirbellosen Tiere sich lediglich in dem Geruchsorgane der Wirbeltiere erhalten haben? Es führt uns dies auf eine Betrachtung der

Funktion des Riechorganes von Petromyzon (und der Fische),

denn ich glaube, daß ein primitiver Bau auch eine primitive Funktion voraussetzt und daß sich für das Riechorgan dies wohl durchführen läßt.

Bei Erörterung der primitivsten Differenzierung von Sinnesepithelien im Integument der Cölenteraten führt GEGENBAUR aus (p. 849), daß die höher differenzierten Sinnesorgane nicht etwa „gleichsam ad hoc" in die Erscheinung getretene Strukturen für eine neue, „höhere" Funktion seien: „Welcher Art immerhin die Wahrnehmungen sein mögen, welche durch solche höhere Organe vermittelt werden, so können sie doch nur auf dem Boden einer indifferenten Empfindung entstanden sein unter successive erfolgter Aenderung der Qualität ihres Empfindungsvermögens." Das indifferente Ektoderm bietet die Grundlage für eine dumpfe allgemeine, indifferenzierte Sinneswahrnehmung. An die Ausbildung bestimmter Sinneszellen knüpfen sich differente Wahrnehmungen an. Die Sinneszellen geben einen Teil ihres Empfindungsvermögens auf, „indem ein anderer Teil davon sich weiter entwickelt hat. Wenn sie vorher noch verschiedene Reize empfingen, so wirken jetzt nur gewisse derselben.

Die Einteilung in „niedere" und „höhere" Sinnesorgane geht aus im wesentlichen von dem Grade der Beteiligung der Nachbarschaft am Bau des Sinnesorganes. Es sollen sodann aber auch die drei „höheren" Sinnesorgane im Gegensatz zu den niederen ausschließlich spezifischen Wahrnehmungen dienen (GEGENBAUR ibid.). Da ist es nun interessant zu sehen, daß man über die Stellung des Geruchsorgans schwankt. So stellt es HAECKEL (p. 120) zu dem Geschmacksorgan; an anderer Stelle aber (p. 121) rechnet er es den höheren Organen, wie GEGENBAUR, zu. Hinsichtlich seiner Einsenkung in die Tiefe und hin-

sichtlich des Grades, in dem die Nachbarschaft sich an seiner Bildung beteiligt, steht das Riechorgan wohl den höheren Sinnesorganen näher; keineswegs aber hinsichtlich seiner Funktion. Denn im Vergleich mit der so spezifischen Licht- und Schallempfindung können wir in dem Riechsinn keine spezifische Energie erkennen. Ja sogar der zu den „niederen" Sinnesorganen gerechnete Geschmackssinn ist durch gewisse wohl abgegrenzte Kategorien der Empfindung gegenüber dem Riechsinn ausgezeichnet.

Wie die Morphologie, weist demnach auch die Physiologie dem Riechsinn eine Sonderstellung an. Wir kennen die außerordentlichen Abstufungen, deren der Riechsinn fähig ist[1]). Gerüche, die wir nie kennen gelernt haben, vermögen wir in unser Bewußtsein aufzunehmen; Brücke (Vorlesungen über Physiologie, Bd. II, p. 258) sagt: „Wir benennen die Gerüche wesentlich nur noch nach den Dingen, von denen sie ausgehen." — Intensiver als alle anderen Empfindungen wirken aber die Gerüche auf die Psyche ein durch Erweckung von Lust und Unlust. Und das sogar noch beim Menschen, geschweige beim Tier, bei dem der Riechsinn eigentlich der am tiefsten in die Seele und das ganze Leben des Tieres eingreifende Vermittler der Außenwelt ist. Nicht zum mindesten ist dabei des Geschlechtslebens der Tiere zu gedenken.

Auch die Amöbe besitzt eine dumpfe Wahrnehmung der Außenwelt, und so unbestimmt sie ist, so wichtig ist sie für die Reizvermittlung[2]). Insofern Leben die Reaktion auf Reize ist, gewährt diese Wahrnehmungsmöglichkeit die Möglichkeit des Lebens. Spezifische Reize werden erst allmählich von jener Allgemeinempfindung abgesondert. Es nimmt gleichsam die Tierwelt mit steigender Differenzierung eine qualitative Analyse jenes dumpfen Allgemeingefühls vor; sie lernt Schall, Licht, Wärme, Kälte, Druck, Süßes, Salziges u. s. w. perzipieren, was mit anderen Worten dasselbe besagt, als was oben in Gegenbaurs Angabe als Ursache der Bildung differenter Sinnesorgane hervorgehoben war. Für den Geruch aber lernt sie solche Normen offenbar nicht kennen,

---

1) Ueber die Physiologie des Riechsinnes, vor allem über die Eigentümlichkeiten der riechenden Substanzen, cf. Milne-Edwards (1874, p. 453 ff.).

2) Vergl. über die stufenweise sich differenzierende Wahrnehmung der Außenwelt in A. Schopenhauers Werken insbesondere die Abhandlung: „Wille in der Natur" (sämtliche Werke, Reclam Bd. III, p. 269, besonders p. 272 ff.).

denn das, was durch den Riechsinn wahrgenommen wird, zeichnet sich sozusagen durch seine Undefinierbarkeit aus (wobei uns nicht täuschen darf, daß wir allerdings durch unsere Erfahrung einen bestimmten Kanon von Geruchsempfindungen gesammelt haben).

Wenn wir nun sehen, daß bei einem primitiven Cranioten das Riechorgan aus Elementen besteht, die ihrem gröberen und feineren Bau nach völlig mit uralten Sinnesorganen von Würmern (Sensillen, Haeckel) übereinstimmen, so können wir aus dieser Erhaltung der Einrichtungen nur auf eine Erhaltung der Sinnesqualität schließen. Und zwar wäre das so aufzufassen, daß der Riechsinn der höheren Tiere der Rest einer allgemeinen, wenig definierten Wahrnehmung der Außenwelt ist, einer Wahrnehmung, die um so eindeutiger wird, je mehr sich spezifische, durch besondere Sinnesorgane wahrgenommene, Sinnesqualitäten davon absondern. Es spräche nichts dagegen, wollte man sich etwa so ausdrücken, daß man sagte, ein Regenwurm rieche mit seinen Segmenten die Außenwelt. Andererseits aber ist anzunehmen, daß auch ein Neunauge mit seinem Geruchsorgan noch viel komplexere und zum Teil auch uns unbekannte Empfindungen wahrnimmt, als wir mit dem unserigen. Das ist sogar wahrscheinlich schon mit Rücksicht darauf, daß die Fische das Wasser riechen — wir die Luft. Denn die Fische besitzen vom Wasser ja auch Geschmacksempfindung[1]), so wie wir auch. Die Fische nehmen also das Wasser durch zwei Sinnesorgane wahr, und es läßt sich leicht die Abgrenzung dafür finden, was nach unserer Empfindung vermittelst des Riechorganes wahrgenommen werden wird. Es ist das, was nach Abzug der Qualitäten salzig, süß, bitter vom Wasser noch übrig bleibt. So sicherlich die Witterung anderer Fische und des anderen Geschlechts, die von Ködern, oder sonstigen anreizenden Stoffen, was für Parasiten von großer Wichtigkeit ist. Bemerkenswert ist dabei die ungeheure Intensität des Sinnes, der einen Köder z. B. noch in außerordentlich starker Verdünnung wahrnimmt. Zweifellos hängt das „Wandern“ der Tiere, das gerade bei den Neunaugen eine bedeutsame Rolle spielt, das Aufsuchen von Laichstätten wesentlich von der Intensität und Qualität ihres Riechsinnes ab; auch wird wohl der Umstand dadurch erklärlich, daß Neunaugen aufs allerintensivste auf Verschlechterung des Mediums reagieren. Sie verschwinden mög-

1) Geschmacksknospen sind z. B. bei Petromyzon von Retzius nachgewiesen worden.

licherweise aus Bächen, in denen sie lange Zeiten vorhanden waren, sobald man den Bach etwa in ein neues Bett leitet (Lubosch 1901b).

Was die Funktion des Riechorganes bei Ammocoetes und Petromyzon speziell anlangt, so fragt es sich zunächst, durch welchen Mechanismus das Wasser dem Riechepithel zugeführt wird. Es geschieht dies durch die Bewegung der Kiemen, die eine passive Dehnung und Erschlaffung der tieferen Teile des Nasengaumenganges bewirken (Joh. Müller). Eine eigene Muskulatur besitzt der Gang, wie Kaensche (89, p. 226/227) berichtet, und ich mich überzeugt habe, nicht. Ballowitz (1904, p. 6) vergleicht die Wirkung der distalen Teile des Nasenganges der des Gummiballons beim Spray. Die hierdurch erzielte Wirkung wird bei Meerneunaugen als sehr kräftig beschrieben; bei jeder Exstirpation soll das Wasser 5 cm weit geschleudert werden (Paul Bert 67).

Bei der Larve besitzt der Zuführungskanal Flimmerbesatz. Die Wirkung der Flimmerhaare scheint mir nicht, wie Kaensche meint, die zu sein, Wasser hinein zu befördern: denn erstens liegen die Tiere im Schlamm, zweitens müßte man dann ja eine doppelsinnige Bewegung der Flimmerhaare annehmen, die doch auch das Wasser wieder zu entfernen hätten. Leider ist die Richtung des Flimmerstromes nicht festgestellt. Ich vermute, daß sie nach außen gerichtet ist und dazu dient, feine Schlammpartikelchen hinauszubefördern, deren Anwesenheit durch die feine Innervation des Zuführungsganges wahrgenommen wird (s. oben p. 110). Die äußerst kleine Eingangspforte dient selbst bereits dazu, gröbere Partikel dem Gange fernzuhalten. Es ist mir wahrscheinlich, daß die Tiere aus der Schlammdecke selbst das Wasser heraussaugen und durch andauerndes Einsaugen und Ausstoßen einen kleinen Raum weniger schlammigen Wassers vor sich erzeugen.

Beim Geschlechtstier flimmert der Gang nicht mehr. Zur Hinausbeförderung von fremden Körpern dient hier der kräftige Sauge- und Blaseapparat. Der hierdurch gegebenen Gefahr, beim Einsaugen des Wassers Körper zu tief in das Riechorgan hineinzuführen, wird durch die oben beschriebene Klappe (s. oben p. 124, 125) vorgebeugt. Die Bedeutung dieser Falte, die Joh. Müller noch unbekannt war, ist zuerst von Kaensche (89, p. 222) richtig beschrieben worden: „Wenn sich bei der Inspiration des Wasserstromes das Lumen des Rohres erweitert, wird sie straff gespannt. Die gröberen Schlammteilchen werden dann in dem spitzen Winkel, den die Falte mit dem Boden des Rohres bildet, zurückgehalten. Bei der Exspiration dagegen wird die Falte schlaff und legt sich an die Wandungen des Rohres an. Einen anderen Effekt dieser Falte hebt aber auch Ballowitz (1905) hervor, indem er sagt, daß die Falte verhindere, daß Wasser direkt aus dem Zuleitungsrohr in den Nasengaumengang, und umgekehrt, übertritt.“ Es wäre für das Verständnis der Funktion dieser Klappe wichtig, sie im Leben zu beobachten, ob sie etwa beim Exspirium sich nach Kaensche an

die Wände des Nasenrohres anlegt oder stehen bleibt. Zu bemerken ist ferner zweierlei. Erstlich der von STAHR nachgewiesene Nervenreichtum dieser zarten Lamelle, (p. 125), der entweder für die Wahrnehmung von Schlammteilchen von Wert für das Tier ist, oder aber einer Art statischer Empfindung für die Einstellung der Klappe dienen kann. Zweitens kommt in Betracht, daß durch das Vorwachsen des Septums in Verbindung mit der Anordnung der Falte beim Inspirium dem Wasser nur ein sehr kleines Loch den Zutritt zur eigentlichen Regio olfactoria gewährt; selbst bei kräftigem Ansaugen wird also das Wasser in die eigentliche Riechhöhle nur hineinsickern oder wenigstens in geringen Mengen langsam einfließen.

Wohl selten gibt es ein Organ, das eine so große Reihe wichtiger Probleme in sich schließt, wie gerade das Geruchsorgan von Petromyzon. Auch die vorliegende Untersuchung, wenn sie gleich in einigen Punkten Aufklärung gegeben hat, regt doch sofort zu weiterer Betrachtung an. Wenn wir von dem dunkeln Gebiete des Hypophysenganges absehen, so wird es in Zukunft nötig sein, dem Aufbau der Riechschleimhaut bei erwachsenen Gnathostomen mehr Aufmerksamkeit zu widmen. Soweit ich bis jetzt sehe, lassen sich hier Beobachtungen machen, die mit den von mir für Petromyzon beschriebenen vergleichbar sind. Ich hoffe, demnächst auch hierüber etwas mitteilen zu können.

Jena, Januar 1905.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

1867 Bert, Paul, Note sur quelques points de la physiologie de la Lamproie. Annal. Scienc. natur., (5) Zool., T. VII.

1874 Milne-Edwards, Leçons sur la physiologie. Paris, Masson, Bd. XI.

1876 Langerhans, P., Untersuchungen über Petromyzon Planeri. Bericht über die Verhandl. der Naturforsch. Gesellsch. zu Freiburg i. Br., Bd. VI, H. 3, p. 1—116, 10 Tafeln.

1876 Pereyaslawzeff, Sophia, Vorläufige Mitteilungen über die Nase der Fische. Diss. inaug. Zürich.

1882 Scott, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Petromyzonten. Morph. Jahrbuch, Bd. VII.

1883 Dohrn, Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. III. Die Entstehung und Bedeutung der Hypophysis bei Petromyzon Planeri. Mitt. d. Zool. Stat. zu Neapel, Bd. IV.

1884 Blaue, Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt.

1887 Calberla, Zur Entwickelungsgeschichte des Petromyzon. Amtlicher Bericht d. 50. Vers. deutscher Naturf. u. Aerzte München.

1887 Dogiel, Ueber den Bau des Geruchsorganes bei Ganoiden, Knochenfischen und Amphibien. Arch. f. mikr. Anat.

1887 Madrid-Mureno, Ueber die morphologische Bedeutung der Endknospen in der Riechschleimhaut der Knochenfische. Bericht von C. Emery. Biologisches Centralblatt.

1888 Pogojeff, Ueber den feineren Bau des Geruchsorganes des Neunauges. Arch. f. mikr. Anat., p. 1—14, 1 Tafel.

1889 KAENSCHE, Beiträge zur Kenntnis der Metamorphose des Ammocoetes branchialis in Petromyzon. Diss. inaug. Breslau.

1890 KUPFFER, Die Entwickelung von Petromyzon Planeri. Arch. f. mikr. Anat.

1890/91 BUJOR, Contribution à l'étude de la métamorphose de l'Ammocoete. Rev. biol. du Nord de France (zitiert bei PETER, 1902, p. 79).

1893 KUPFFER, Studien etc. 1. Heft: Die Entwickelung des Kopfes von Acipenser.

1894 a — Ueber Monorrhinie und Amphirrhinie. Sitzungsbericht Math.-phys. Klasse d. K. Bayer. Akademie, Bd. XXIV, p. 51—60.

1894 b — Studien zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Kopfes der Cranioten. 2. Heft: Die Entwickelung des Kopfes von Ammocoetes Planeri. München, Lehmann.

1895 — Studien etc. 3. Heft: Die Entwickelung der Kopfnerven von Ammocoetes Planeri. Ibidem.

1895 HAECKEL, Systematische Phylogenie der Wirbeltiere (3. Teil des Entwurfs einer systematischen Stammesgeschichte). Berlin, Georg Reimer.

1898 GEGENBAUR, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen, Bd. I.

1900 KUPFFER, Studien etc. 4. Heft: Zur Kopfentwickelung von Bdellostoma. München, Lehmann.

1901 a LUBOSCH, Die erste Anlage des Geruchsorganes bei Ammocoetes und ihre Beziehungen zum Neuroporus. Morph. Jahrb., Bd. XXIX.

1901 b — Einige Mitteilungen über Vorkommen, Fang und Zucht der Neunaugen. Zeitschr. f. Fischerei, Jahrg. 9, Heft 3.

1902 BERLINER, Zur Entwickelung des Geruchsorganes der Selachier. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. LX.

1902 BURCKHARDT, Die Einheit des Sinnesorgansystems bei den Wirbeltieren. Verhdlg. V. Internat. Zool. Kongr., Berlin.

1902 PETER, K., Die Entwickelung des Geruchsorganes und JACOBSONschen Organes in der Reihe der Wirbeltiere. In HERTWIGS Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungsgeschichte der Wirbeltiere, Bd. II, 2. Abteil., p. 1—82.

1902 SCHNEIDER, KARL CAMILLO, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere, Jena, Fischer.

1904 BALLOWITZ, Die Riechzellen des Flußneunauges. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXV.

1904 — Ueber den Bau des Geruchsorganes der Cyclostomata. Sitzungsbericht der Königl. preuß. Akad., Math.-phys. Kl., 14. April.

1904 Lubosch, Ueber den Bau und die Entwickelung des Geruchsorganes von Petromyzon. Verhandl. der Anat. Ges. 18. Vers. Jena.

1904 Rossi, Umberto, Sopra la cosi detta „mediane Riechplakode“ (Kupffer). Perugia Annali della Facoltà di Medicina dell' Università di Perugia. Serie 3, Vol. III, Fasc. 4.

1904 Sund, Die Entwickelung des Geruchsorganes von Spinax niger. Biol. Centralbl., Bd. XXIV, No. 20.

Tafelerklärung.

Für die Herstellung der Abbildungen auf Taf. VI, sowie der plastischen Textfiguren in Kapitel I und II bin ich Herrn GILTSCH jun. zu großem Danke verpflichtet.

Tafel V.

Fig. 1. Horizontalschnitt durch das Geruchsorgan eines 3,7 cm langen Ammocoetes (August 1901). FLEMMINGsche Flüssigkeit. Serie 7 μ. Färbung nach HEIDENHAIN, Nachfärbung Eosin. Vergr. 1 : 65.

Fig. 2. Sagittalschnitt dicht neben der Medianebene durch das Geruchsorgan eines 4,25 cm langen Ammocoetes (August 1901). ZENKER-Hämalaun. Serie 10 μ. Vergr. 1 : 65.

Fig. 3. Querschnitt durch den Nasengaumengang und die follikulären Anhangsorgane eines Ammocoetes in der Metamorphose (August 1904, 15,9 cm lang). ZENKER-Hämalaun, Eosin. Serie 10 μ. Vergr. 1 : 130.

Fig. 4. Der linke (in der Figur rechte) Follikelkomplex der Fig. 3 stärker vergrößert, 1 : 275.

Fig. 5. Ammocoetes in der Verwandlung (August 1904, 13,3 cm). Querschnitt durch das Geruchsorgan (vgl. Textfig. 10, punktierte Linie). ZENKER-Hämalaun, Eosin. Serie 10 μ. Vergr. 1 : 65.

Fig. 6. Petromyzon Planeri (September 1903), Metamorphose beendet. Länge des Tieres 15,3 cm. ZENKER-Hämalaun. Serie 10 μ. Vergr. 1 : 65. — Das Totalbild dieses Geruchsorganes gibt das Wachsmodell Tafel VI.

Fig. 7. Ammocoetes in der Metamorphose, 13,7 cm (August 1904). ZENKER-Hämalaun, Eosin. Serie 15 μ. Vergr. 1 : 65.

Fig. 8. Horizontalschnitt durch das Geruchsorgan eines Ammocoetes während der Metamorphose (August 1904, 15,3 cm). ZENKER-Hämalaun, Eosin. Serie 15 μ. Vergr. 1 : 27.

Fig. 9. Septum des Geruchsorganes eines Ammocoetes in der Metamorphose (August 1904, 14,4 cm). ZENKER-Hämalaun, Eosin. Serie 10 μ. Vergr. 1 : 65. (Vgl. Textfig. 12, die gestrichelte Linie).

Fig. 10. Eine Stelle des Riechepithels aus der bei Fig. 8 beschriebenen Serie, stärker vergrößert, 1 : 340.

Fig. 11. Querschnitt durch das hintere Ende eines Riechsackes eines erwachsenen Petromyzon fluviatilis (Dezember 1900). ZENKER-Hämalaun. Serie 10 μ. Vergr. 1 : 130.

Fig. 12. Petromyzon Planeri, ausgewachsen (September 1903). Medianschnitt durch das Geruchsorgan. ZENKER-Hämalaun. Serie 10 μ. Vergr. 1 : 26.

Fig. 13. Teil eines Längsschnittes aus der in Fig. 12 beschriebenen Serie lateral von dem dort abgebildeten Medianschnitt. Vergr. 1 : 65.

Fig. 14. Abbildung eines dicht neben der Medianebene halbierten Riechorganes eines erwachsenen Petromyzon Planeri, etwa 25 mal vergrößert. Man sieht die Falte, das weit vorgewachsene pigmentreiche Septum und in der Tiefe, vom Septum verdeckt, die rudimentären Riechsäcke.

Tafel VI.

Fig. 1. Abbildung des bei 80-facher Vergrößerung in Wachs modellierten Geruchsorganes eines Petromyzon Planeri nach der Metamorphose von vorn. Erklärung im Text.

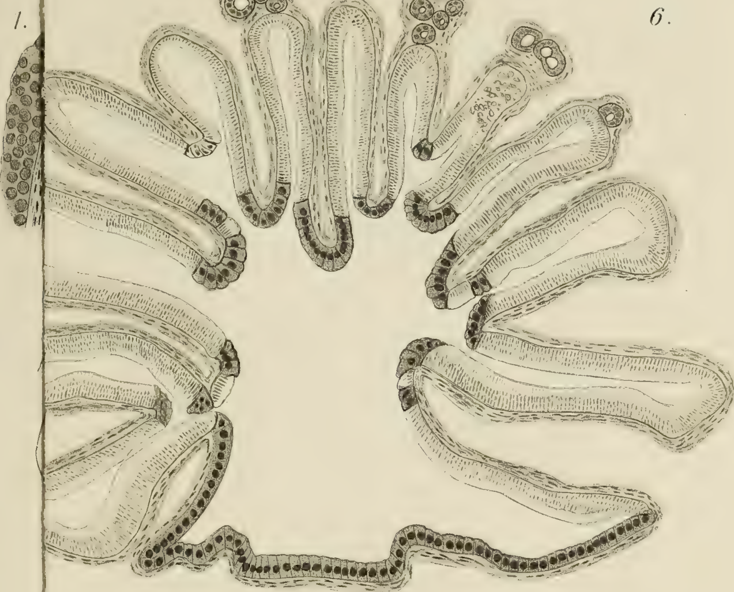
Fig. 2. Abbildung des bei 80-facher Vergrößerung in Wachs modellierten Geruchsorganes eines Petromyzon Planeri nach der Metamorphose von der Seite her. Erklärung im Text.

Fig. 3. Abbildung des bei 80-facher Vergrößerung in Wachs modellierten Geruchsorganes eines Petromyzon Planeri nach der Metamorphose von hinten her. Erklärung im Text.

Fig. 4. Geruchsorgan, bei 80-facher Vergrößerung in Wachs modelliert. Einblick in das Innere von vorn her nach Abtragung der Vorderwand.

Diese vier Abbildungen sind in etwa $^3/_5$ der Originalbilder wiedergegeben.

1.



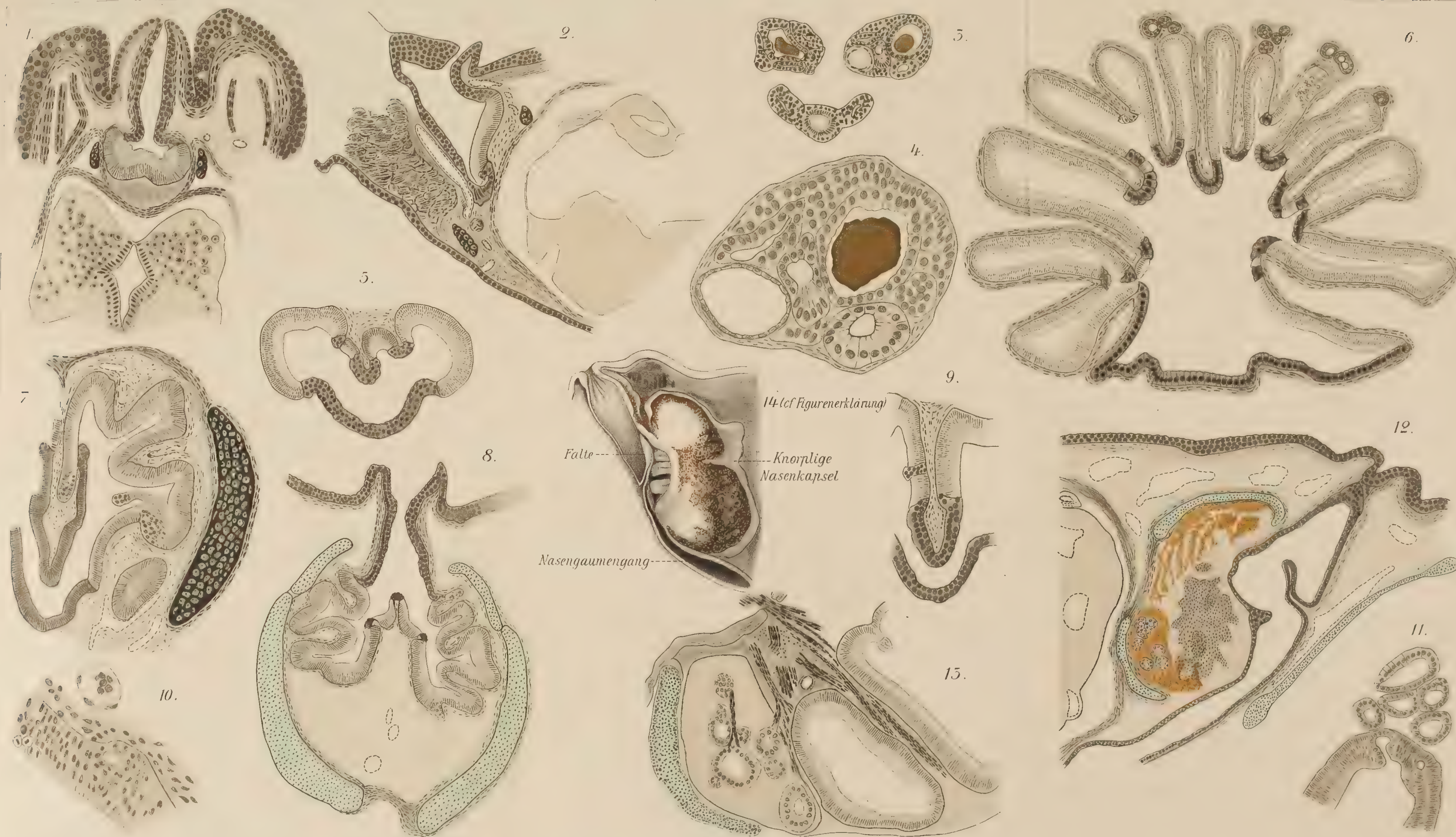
7



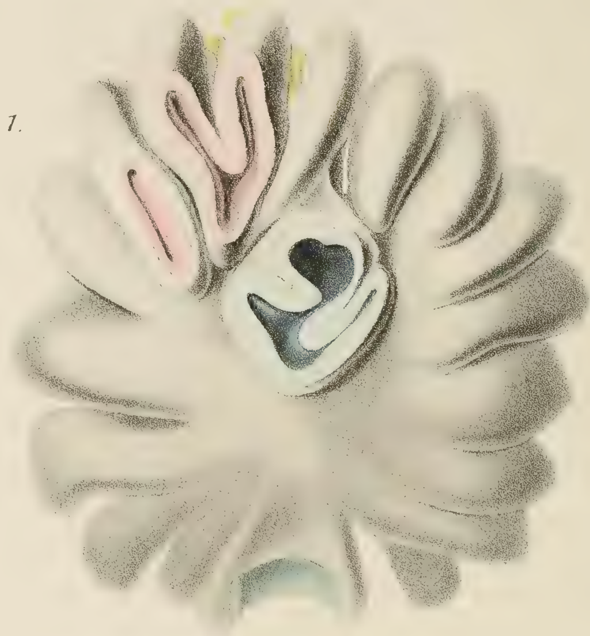


Lub

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.


1.
2.
3.
4.
5.
6.
7
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14 (cf Figurenerklärung)
Falte
Knorplige Nasenkapsel
Nasengaumengang

1.



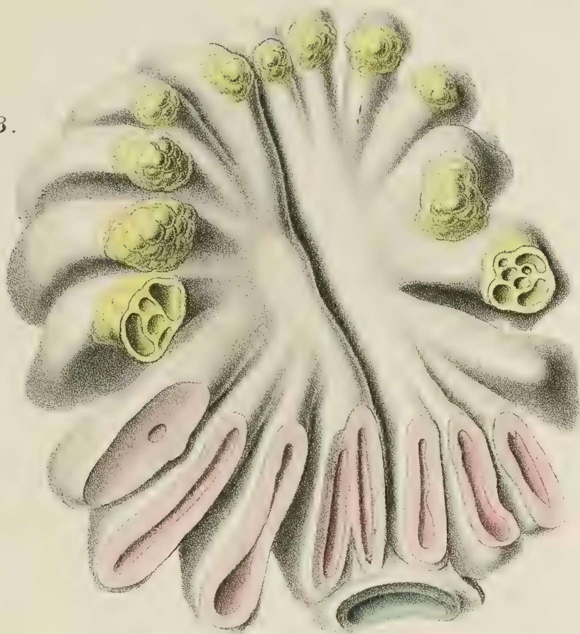
2.



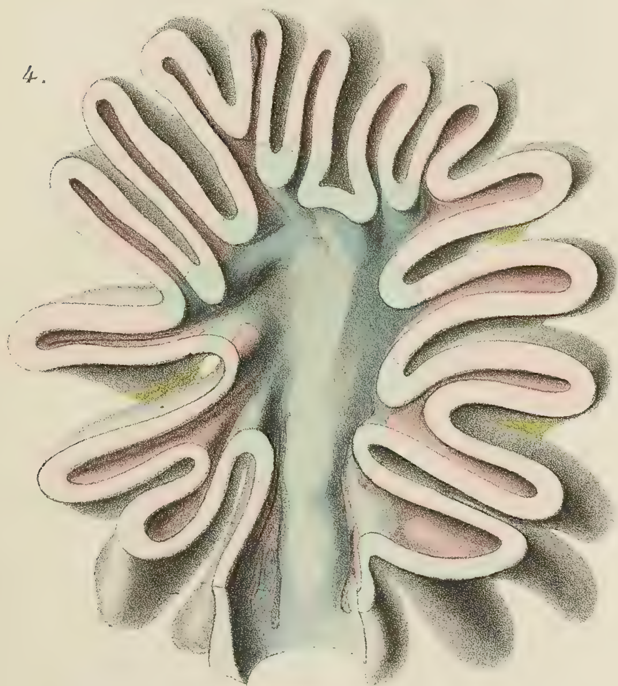
E. Giltsch gez.

Verl. v. Gus

3.



4.

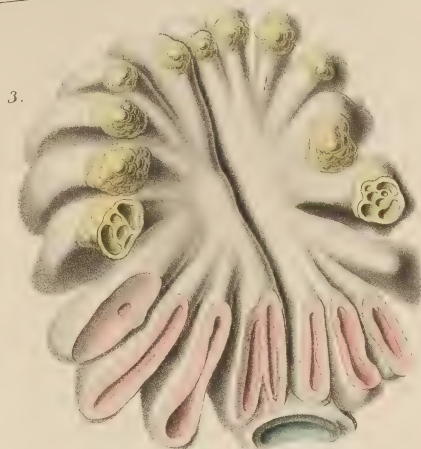


ischer, Jena.

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.



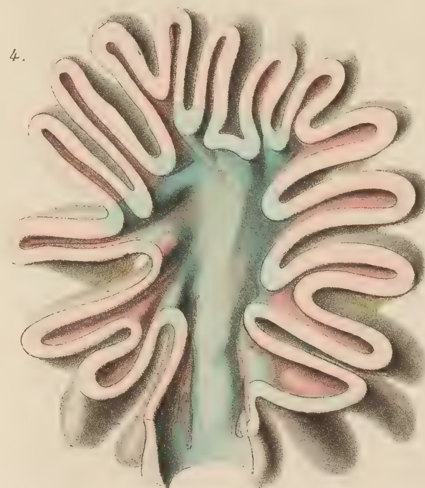
1.



3.



2.



4.

E. Giltsch gez.

Verl. v. Gustav Fischer, Jena.

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Breslau.)

Ueber Form und Funktion der Halswirbelsäule der Wale.

Von

Dr. O. Reche.

Mit 31 Figuren im Text.

Der Zweck der folgenden Untersuchungen ist, die Gestalt der Halswirbelsäule der Wale zu beschreiben und den Versuch zu machen, in das Verständnis ihrer Form und Funktion einzudringen. Dazu war es zunächst nötig, die in der sehr umfangreichen Literatur enthaltenen Angaben über die Halswirbel herauszuschälen und soweit wie möglich durch eigene Beobachtungen nachzuprüfen und zu ergänzen. Das dazu verwandte Skelettmaterial entstammt der Sammlung des Zoologischen Institutes zu Breslau. Einen wertvollen Embryo von Balaenoptera physalus überwies mir mein hochverehrter Lehrer, Herr Professor Kükenthal, der mich auch sonst in liebenswürdigster Weise unterstützte; ihm sei hier mein innigster Dank ausgesprochen.

Die in der mir zugänglichen Literatur enthaltenen Angaben sind im folgenden zusammengestellt. In der Namengebung folge ich besonders Kükenthal (65) und True (106); dort ist auch die Synonymik zu finden.

A. Morphologischer Teil.

I. Literaturergebnisse.

1. Mysticeta, Bartenwale.

a) Balaenidae.

Balaena mysticetus L. Die Wirbelformel ist C 7, D 13, L 12, Ca 22 = 54. Die Halswirbel sind alle miteinander verschmolzen und stark verkürzt. Die Verschmelzung erstreckt sich auf Körper, Neuralbögen und Dornfortsätze; auch der 1. Rückenwirbel kann in sie hineingezogen werden; sie ist am vollkommensten auf der

Unterseite der Wirbel, wo sich zwischen Atlas und Epistropheus auch keine Andeutung einer Naht mehr findet, während sie bei jedem folgenden Wirbel immer deutlicher hervortritt (Fig. 1 u. 2). Auf einem Längsschnitt durch die Halswirbelsäule kann man die Grenzen der Wirbelkörper nicht mehr erkennen (Fig. 3). Die Länge der Halswirbelsäule beträgt nach ESCHRICHT und REINHARDT (31) $^3/_{100} = ^1/_{33}$ der Länge der Wirbelsäule, also ca. $^1/_{43}$ der ganzen Körperlänge, doch wurde bei einem Skelett auch das Verhältnis $^1/_{50}$ gefunden. Atlas und Epistropheus nehmen zusammen fast die Hälfte der Länge der ganzen Halswirbelsäule ein,

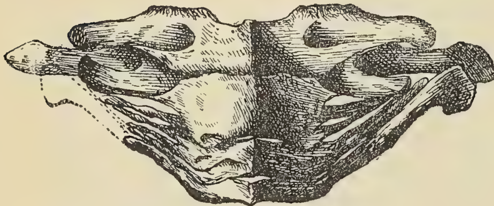


Fig. 1.

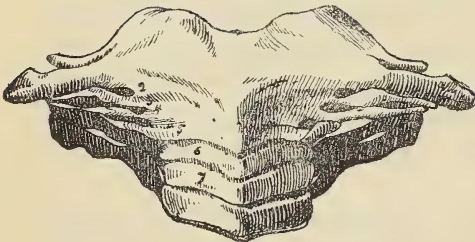


Fig. 2.

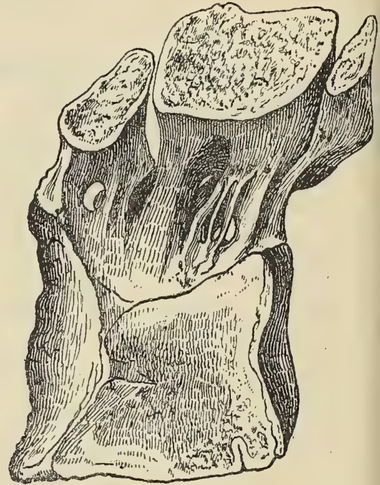


Fig. 3.

Fig. 1. Balaena mysticetus L. nach ESCHRICHT und REINHARDT. Halswirbel von oben.

Fig. 2. Balaena mysticetus L. nach ESCHRICHT und REINHARDT. Halswirbel von unten.

Fig. 3. Balaena mysticetus L. nach ESCHRICHT und REINHARDT. Längsschnitt durch die Halswirbelsäule.

so daß also die Verkürzung hauptsächlich die hinteren Wirbel 3—7 trifft; der am stärksten reduzierte ist die 3. V. c. Die Dornfortsätze der ersten 6 Wirbel sind miteinander verschmolzen und bilden einen starken Kiel, der seinen höchsten Punkt über dem Epistropheus erreicht. Der Processus spinosus der 7. V. c. scheint immer frei zu sein und hat eine geringere Länge. Individuell kann auch der Dorn der 6. V. c., ja auch der des Atlas frei bleiben. Der Neuralkanal ist beim Atlas ziemlich kreisförmig, bei den weiter hinten gelegenen Wirbeln aber breiter als hoch. Die Neuralbögen des 3., 4., 5. und 6. Wirbels sind unregelmäßig miteinander ver-

schmolzen, ebenso die von ihnen entspringenden oberen Querfortsätze, die oft rudimentär sind (31). Ihre Spitzen nähern sich übrigens sehr stark, so daß sie gemeinsam den Anheftepunkt der 1. Rippe bilden. Dieses Konvergieren kommt besonders dadurch zu stande, daß die Fortsätze der hinteren Halswirbel stark nach vorn gerichtet sind; die der vorderen Wirbel sind nur wenig nach hinten gewandt. Eine vollständige Ringbildung der oberen und unteren Querfortsätze ist nie beobachtet worden. Die unteren sind meist nur bei den Wirbeln 2—5 entwickelt, und zwar so, daß die des Epistropheus am längsten sind und die jedes folgenden Wirbels an Länge abnehmen. Nach Van Beneden und Gervais (7) können sie auch bei der 6. V. c. auftreten.

Die Gattung Eubalaena unterscheidet sich unter anderem von der eben beschriebenen durch einen kleineren Schädel, durch ihre Wirbelzahl (C 7, D 14—15, L + Ca 36 = 57—58), und was hier besonders in Betracht kommt, durch eine etwas andere Ausbildung der Halswirbelsäule.

Eubalaena glacialis (Bonnaterre) ist die bekannteste Art. Nach Flower (34) sind von den Halswirbeln (Fig. 4) nur 1—5, nach den Angaben vieler anderer Forscher aber meist mehr (1—7) verschmolzen, ja von einem Exemplar erwähnt Guldberg (51), daß auch der 1. Rückenwirbel die Neigung zeige, mitzuverwachsen. Bei einem von Holder (58) unter dem Namen Balanaea cisarctica Cope beschriebenen Exemplare waren alle 7 Halswirbel verschmolzen, doch nicht vollständig, da bei den letzten 3 der obere Teil des Wirbelkörpers frei war. Die oberen Querfortsätze waren auf der einen Seite bei den Wirbeln 4, 5 und 6 mit den Spitzen verschmolzen, auf der anderen Seite bei den Wirbeln 1, 2 und 3 einerseits und 4, 5, 6 und 7 andererseits. Nur bei den ersten 3 Wirbeln traten untere Processus transversi auf. Auch die anderen beschriebenen Exemplare zeigen meist eine unvollkommene Verschmelzung der hinteren Halswirbel und stark variierende Fortsätze.

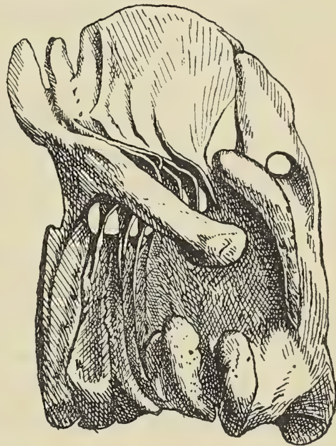


Fig. 4. Eubalaena glacialis (Bonnat.) nach Van Beneden. Halswirbel von der Seite.

Bei Eubalaena australis (Desmoulins), dem Kapwal, sind nach Van Beneden und Gervais (7) die ersten 6 Halswirbel völlig verschmolzen, die 7. V. c. mit dem Körper nur lose, mit dem Neuralbogen und dem Dornfortsatze gar nicht. Nach Eschricht und Reinhardt (31) sind bei dem Pariser Skelett alle 7 Halswirbel, bei dem Exemplar in Leyden nur 1—4 verschmolzen. Bezüglich der Zahl der verschmolzenen Wirbel scheint also in dieser Species eine große individuelle Verschiedenheit zu herrschen, die vielleicht so zu erklären ist, daß bei jüngeren Exemplaren weniger, bei älteren mehr Halswirbel verwachsen. Nach der von Van Beneden (7) gegebenen Abbildung eines erwachsenen Tieres war die Halswirbelsäule $^1/_{48}$ der Körperlänge und $^1/_{34}$ der Länge der Wirbelsäule.

Ueber Eubalaena antipodarum (Gray), die vielleicht mit E. australis zu identifizieren ist, berichten Van Beneden und Gervais, daß alle 7 Halswirbel völlig verschmolzen sind. Die Dornfortsätze der Wirbel 1—5 und die von 6 und 7 bilden aber je eine gesonderte Crista. Angaben über die Halswirbel von Eubalaena japonica (Gray) fehlen in der Literatur.

Die Processus transversi superiores scheinen bei allen Arten der Gattung Eubalaena ähnlich entwickelt zu sein; die des Atlas und Epistropheus und oft auch die der 3. V. c. sind miteinander verschmolzen und gerade nach außen gerichtet. Die der 4., 5. und 6. V. c. sind kurz, schmal und finden keinen rechten Platz, da der Querfortsatz des 7. Wirbels am stärksten entwickelt ist und sich schräg nach vorn lehnt, mit seiner Spitze die der oberen Querfortsätze der ersten 3 Wirbel fast berührend. Eine Ringbildung mit den unteren Querfortsätzen kommt auch bei Eubalaena nicht vor. In der Zahl und Gestalt dieser unteren Fortsätze scheinen sich wieder einige Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Arten geltend zu machen. Van Beneden und Gervais (7) geben nämlich für E. glacialis und E. australis an, daß nur die ersten 3 Halswirbel solche Processus transversi inferiores hätten, während E. antipodarum solche bei den ersten 6 Wirbeln haben soll, ein Unterschied, der stark betont wird. Die Länge dieser Fortsätze ist bei der 1., 2., 3. und 5. V. c. ungefähr dieselbe, bei der 4. und 6. V. c. bedeutend geringer.

Neobalaena marginata (Gray). Diese Species erreicht nur 6,50 m Länge. Im südlichen Eismeere lebend, ist sie noch wenig bekannt. Sie hat nach Beddard (5) C 7, D 17—18, L + Ca 18—19 = 43 Wirbel. Alle Halswirbel sind miteinander verschmolzen.

Von fossilen Formen, die zweifellos zu den Balaeniden gehören, wie Balaena svedenborgii, Balaena tannenbergii, Balaena primigenius sind die Halswirbel unbekannt. Bei Palaeocetus sedgwickii Seely, der wahrscheinlich auch hierher gehört, sind dagegen alle Halswirbel vorhanden. Sie zeigen die merkwürdige Erscheinung, daß nur der Atlas frei, alle anderen aber verschmolzen sind.

b) Agaphelidae.

Von dieser Familie ist nur Rachianectes glaucus Cope, „the Californian gray whale“, bekannt. Er nimmt in seinem Bau eine Mittelstellung zwischen den Baläniden und den Balänopteriden ein. Seine Halswirbel sind alle frei wie bei den letzteren (5). Eine eingehende Beschreibung der Wirbel scheint nirgends gegeben zu sein.

c) Balaenopteridae.

Bei allen Mitgliedern dieser Familie sind die Halswirbel normalerweise frei; nur bei Balaenoptera rostrata und B. bonaërensis kann eine geringe Verschmelzung eintreten. Die Gestalt der einzelnen Wirbel zeigt bei den einzelnen Arten nur unwesentliche Verschiedenheiten.

Balaenoptera physalus (L.) = B. musculus auctorum, der Finwal. Er hat im ganzen 61—64 Wirbel, welche sich auf die Körperregionen in folgender Weise verteilen: C 7, D 15, L 15, Ca 24—27. Seine Halswirbel sind bei Delage (25) sehr eingehend beschrieben; sie sind weniger verkürzt als bei den Baläniden. Der Atlas ist eine breite Scheibe, vorn konkav, hinten konvex; jederseits trägt er einen breiten stumpfen Processus transversus. Der Epistropheus und alle folgenden Halswirbel bis zum 6. haben lange, ziemlich dünne obere und untere Querfortsätze, die mit ihren Enden verschmolzen sind, wodurch jeder Wirbel jederseits einen Ring trägt. Diese Ringe sind beim Epistropheus relativ klein, bei den folgenden Wirbeln aber bedeutend größer und konvergieren nach einem Punkte, der in der Höhe der Grenze zwischen dem 4. und dem 5. Wirbel liegt. Die Querfortsätze der vorderen Wirbel sind also nach hinten, die der hinteren nach vorn gerichtet. Sehr stark ist dabei auch der obere Querfortsatz der 7. V. c. beteiligt, während der untere gänzlich fehlt. Ueber die mechanische Wirkung dieses Konvergierens äußert

sich DELAGE: „Ce puissant contrefort .... doit donner à la partie antérieure de la cage thoracique une solidité très grande.“ Bei dem von DELAGE beschriebenen Exemplare zeigte sich übrigens eine Anomalie in der Bildung der unteren Querfortsätze des 6. Halswirbels, indem diese auf beiden Seiten unvollständig verknöchert waren; links waren nur die Basis und das mit dem oberen Fortsatze verwachsene Ende, rechts nur das letztere vorhanden; der beim Skelett fehlende Mittelteil war also wohl knorpelig und bei der Maceration zu Grunde gegangen. An Stelle des fehlenden unteren Querfortsatzes der 7. V. c. findet sich nach Angabe der Autoren eine Gelenkfläche für das Capitulum der 1. Rippe. Diese Gelenkfläche liegt aber nach meiner weiter unten zu begründenden Ansicht über der Stelle, wo der Fortsatz sich befinden müßte.

STRUTHERS (31) erwähnt, daß die konvergierenden Querfortsätze durch sehr starke Bänder miteinander verbunden seien (inferior, superior and external inter-transverse ligaments), besonders der 2. und 3. Wirbel wären kaum voneinander zu trennen. Der Zweck dieses ganzen Apparates von konvergierenden Querfortsätzen und starken Bandmassen ist nach demselben Autor, dem Halse Festigkeit zu verleihen und die mangelnde Verschmelzung zu ersetzen. Denn eine seitliche Bewegung wäre durch ihn fast unmöglich, besonders da die Bandmassen als zwischenliegende Kissen wirkten. Am größten, aber noch sehr gering sei die senkrechte Bewegung. Ein Zahnfortsatz fehlt nach DELAGE (25) gänzlich, während LILLJEBORG (66) sagt, daß der Epistropheus an seiner Vorderfläche eine Erhebung zeige, die dem Zahnfortsatze entspreche; auch STRUTHERS erwähnt den Zahn. VAN BENEDEN und GERVAIS machen besonders auf die große individuelle Variation in der Bildung und Vollständigkeit der durch die Querfortsätze geformten Ringe aufmerksam. Die Zygapophysen setzen sehr tief an der Basis der Neuralbögen an; sie sind von oben nach unten abgeplattet, und ihre Gelenkfläche liegt horizontal, wodurch nach DELAGE (25) senkrechte Bewegungen ganz unmöglich sind; STRUTHERS dagegen erwähnt, daß gerade diese Bewegungen noch relativ die größten seien. Auf jeden Fall sind also wohl die Bewegungen des Halses auf ein Minimum reduziert. Die Dornfortsätze der Halswirbel sind sehr klein; nur der des 7. ist etwas höher. Die Länge der Wirbelkörper nimmt nach hinten zu. Die Gesamtlänge der Halswirbelsäule ist ca. $^1/_{27}$ der ganzen Körperlänge. Der von ZADDACH (119) und MENGE (71) unter verschiedenen Namen beschriebene Wal scheint hierher zu gehören, also eine Balaeno-

ptera physalus zu sein. Bei ihm sind der 3. und 4. Wirbel anormalerweise mit den Bögen verschmolzen. Außerdem fehlt bei der 6. V. c. der obere Processus transversus, und der untere ist stark entwickelt.

Balaenoptera musculus L., der Blauwal (B. sibbaldii auctorum). Dieser größte aller Finwale (bis 30 m) hat eine relativ geringe Zahl von Wirbeln, nämlich nur 55—58. Die Wirbelsäule setzt sich zusammen aus C 7, D 14, L 16, Ca 18 + ... Die Halswirbel (Fig. 5) sind völlig frei und unterscheiden sich von denen

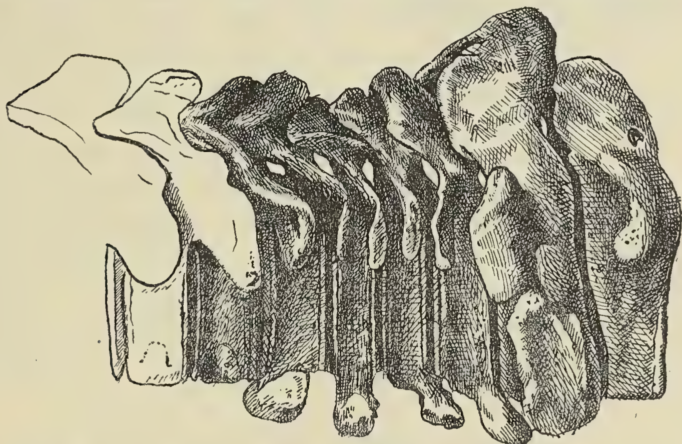


Fig. 5. Balaenoptera musculus L. nach VAN BENEDEN und GERVAIS. Halswirbel von der Seite.

des Finwales besonders dadurch, daß nur die Querfortsätze des Epistropheus vollständige knöcherne Ringe bilden, was aber auch unterbleiben kann. Die Länge der Wirbel ist etwas geringer und nimmt wieder vom 3.—7. zu. Die Processus transversi superiores der Wirbel 3, 4, 5 und 6 sind einander sehr ähnlich, relativ kurz und schräg nach vorn gerichtet, ebenso die Fortsätze der 7. V. c., die aber bedeutend länger sind. Das Konvergieren der Querfortsätze ist bei dieser Art lange nicht so ausgeprägt wie bei B. physalus. Die Processus transversi inferiores werden vom 3. bis zum 6. Wirbel immer kleiner; ihr Ende bleibt weit von dem der oberen Querfortsätze getrennt. Bei der 7. V. c. tritt an Stelle des unteren Querfortsatzes ein kleines Tuberculum. Die Dornfortsätze sind klein; nur der des Epistropheus ist etwas größer. Beim 6. und 7. Wirbel sind sie etwas nach vorn gerichtet.

Balaenoptera borealis LESSON, der Seihwal. Er hat nach LILLJEBORG (66) C 7, D 13, L 14, Ca 21 = 55 Wirbel. Alle

Halswirbel sind auch hier frei. Van Beneden und Gervais geben an Längenmaßen an:

	Atlas	Epistr.	3.	4.	5.	6.	7. V. c.
Größte Länge	65	55	35	35	35	—	45 mm

Diese Maße stammen von einem jungen Exemplare, bei dem noch die Epiphysen der Wirbel getrennt waren. Eine Ringbildung durch die Querfortsätze findet bei der 2. und 3., bei der 2. V. c., oder gar nicht statt; in diesem Punkte findet sich also eine ziemlich starke individuelle Verschiedenheit. Die stärksten und längsten oberen Querfortsätze hat der Epistropheus. Beim 7. Halswirbel fehlen die Processus transversi inferiores ganz. Bei den von Guldberg (50) beschriebenen Halswirbeln (1.—3. V. c.) hat der Atlas breite, kurze Processus transversi, tiefe Gelenkflächen für die Condylen und an der Unterseite Spuren „of a small apophysis, directed backwards, blended with the body of the axis". Beim Epistropheus und der 3. V. c. bilden die oberen und unteren Processus transversi Ringe, deren Oeffnung beim Epistropheus klein, bei der 3. V. c. relativ groß ist. Bei allen 3 Wirbeln tragen die Processus transversi superiores „a small metapophysis", die etwas nach vorn gerichtet ist. An Maßen gibt Guldberg an:

	Atlas	Epistr.	3. V. c.
Größte Höhe	330	380	350 mm
„ Breite	480	785	660 „
Körperdicke	—	100	— „

Balaenoptera rostrata (Fabr.), der Zwergwal oder Vaagewal. Es ist die kleinste Form der Balänopteriden, da sie nur eine Länge von 10 m erreicht. Die Wirbelformel ist C 7, D 11—12, L 12, Ca 18—20 = 48—50. Die Halswirbel (Fig. 6) sind meist alle frei, doch kann nach Flower (34) zwischen dem 2. und 3. oder dem 3. und 4. Wirbel eine Verschmelzung der Neuralbögen eintreten. Nach Van Beneden und Gervais können der Epistropheus und die 2. V. c. auch mit den Körpern, oder auch die 5. und 6. V. c. mit den Querfortsätzen verschmelzen. Es findet sich also hier eine sehr große Variabilität, doch scheint die Neigung zu einer Verschmelzung des 2. und 3. Wirbels vorzuherrschen. Die Länge der Wirbelkörper nimmt wieder vom 3.—7. zu. Die Gesamtlänge der Halswirbelsäule betrug nach Flower (32) bei einem 7,5 m langen Exemplare 305 mm, d. h. $^{1}/_{24}$ der ganzen Körperlänge. Bei diesem Tiere waren übrigens die 3. und 4. V. c. mit den Neuralbögen fest verwachsen. Der Atlas ist ein

starker, massiver Knochen, dessen große vordere Gelenkflächen unten meist ineinander übergehen, oben aber weit getrennt sind. Sie liegen dadurch schräg unten und seitlich des Neuralkanals. Die hintere Körperfläche hat 2 unregelmäßige konvexe Gelenkflächen für den Epistropheus. Die Dicke des Körpers des Atlas betrug bei dem von Flower beschriebenen Tiere 57 mm. Der Epistropheus war dünner (38 mm) und hatte vorn 2 getrennte konkave Gelenkflächen. Der vorhandene Rest des Zahnes bestand aus „a low tuberosity“, während er nach Struthers (101) größer ist als bei B. physalus. Die Körper der folgenden Halswirbel nahmen immer mehr an Dicke zu. Die Maße der Wirbel sind nach Flower:

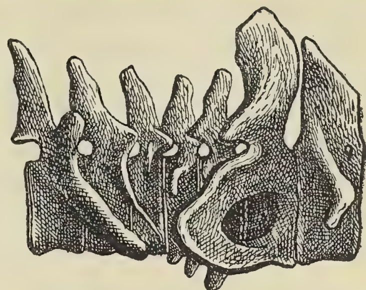


Fig. 6. Balaenoptera rostrata (Fabr.) nach Van Beneden und Gervais. Halswirbel von der Seite. $^{2}/_{15}$.

	Atlas	Epistr.	3.	4.	5.	6.	7.	1. V. d.
Größte Länge	57	38	29	29	29	—	—	— mm

Der Atlas ist also der längste Halswirbel. Zu demselben Resultate gelangt Carruccio (14), während bei einem kleinen von Lilljeborg (66) gemessenen Weibchen von 6,834 m Länge der Epistropheus der längste Halswirbel war. Die Neuralbögen sind hoch; 3.—7. V. c. zeigen vorn und hinten, der Epistropheus nur hinten kurze Zygapophysen. Der Processus spinosus ist beim Atlas kurz, beim Epistropheus bedeutend länger, bei der 3. und 4. V. c. wieder kurz und von der 5. V. c. an wächst er wieder. Die Processus transversi des Atlas sind breit, kurz und etwas nach vorn gerichtet. Beim Epistropheus kommt eine Ringbildung der Querfortsätze vor, kann aber auch fehlen. Seltener finden sich solche Ringe bei einem der folgenden Wirbel; Flower berichtet über ein Exemplar, bei dem solch ein Ring bei der 6. V. c. aber nur auf der rechten Seite auftrat. Die Länge der oberen Querfortsätze variiert sehr (7), ist aber beim Epistropheus und demnächst bei der 7. V. c. am größten. Bei den 6 letzten Halswirbeln und dem 1. Rückenwirbel sind die Querfortsätze durch Bänder vereinigt: „On dirait, en voyant les ligaments en place, que la première (côte) s'articule tout autant avec l'axis qu'avec la première dorsale“ (7). Auch hier konvergieren die Querfortsätze, so daß sich die des Epistropheus und die des letzten Halswirbels recht nahekommen. Die Processus

transversi inferiores sind relativ kurz bei der 3.—6. V. c., bei der 7. V. c. fehlen sie entweder ganz oder sind sehr klein (66).

Ueber die Möglichkeit von Bewegungen der Halswirbel sagt STRUTHERS (101), daß sie sehr beschränkt sei. Die Drehbewegung z. B. „taken at the zygomal processes was not over $^1/_{16}$ inch (= 1,5 mm) in extent". Auch Atlas und Epistropheus können sich nur sehr wenig gegeneinander verschieben. Bei einem von ESCHRICHT (28) untersuchten Foetus von 203 mm Länge bestanden die Halswirbel noch aus Knorpel, zeigten aber genau dieselbe Form wie beim erwachsenen Tiere.

Balaenoptera bonaërensis BURMEISTER hat die Wirbelformel C 7, D 11, L 12, Ca 19 = 49. Die Halswirbel nehmen mit 305 mm Länge ca. $^1/_{32}$ der ganzen Körperlänge (9,75 m) ein (12), sind also recht stark verkürzt. Sie zeigen insofern eine beträchtliche Abweichung vom Typus der Balänopteridenwirbel, als die 2., 3. und 4. V. c. mit dem Körper und dem zentralen Teile der Bögen verschmolzen sind. B. bonaërensis steht in diesem Punkte, wie in manchem anderen, B. rostrata am nächsten, deren Größe sie auch hat. Der Atlas (Fig. 7) zeigt vorn sehr kleine Gelenkflächen für die Hinterhauptcondylen, wodurch er sich von dem Atlas aller anderen Balänopteriden unterscheidet. Ebenso auffallend ist die enge und T-förmige Gestalt seines Wirbelkanals, die Dicke des Neuralbogens und die große Breite der Processus transversi. Sein Dornfortsatz ist sehr klein. Auch beim Epistro-

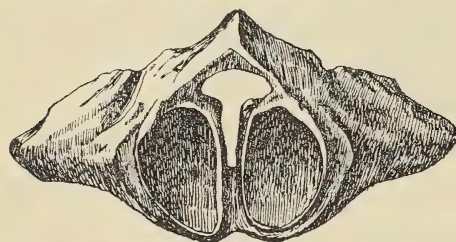


Fig. 7. Balaenoptera bonaërensis nach BURMEISTER. Atlas von vorn gesehen.

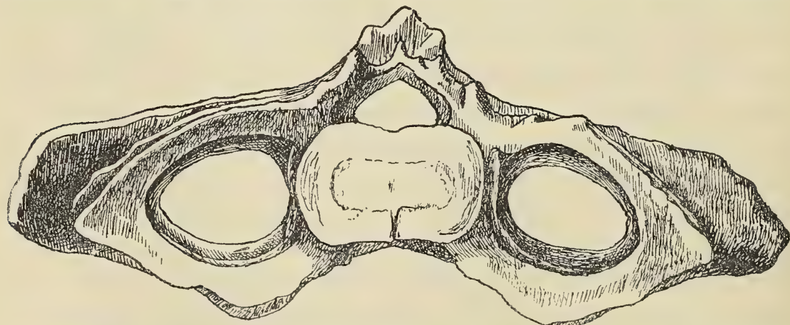


Fig. 8. Balaenoptera bonaërensis nach BURMEISTER. 2.—7. Halswirbel von vorn gesehen.

pheus (Fig. 8) ist der Bogen sehr dick und er, wie die von der 3. und 4. V. c. tragen oben je 3 kleine Dornen, deren mittelster dem Processus spinosus entspricht (12). Ungeheuer entwickelt sind die Processus transversi bei der 2.—6. V. c.; bei der 2.—5. V. c. bilden sie weite Ringe. Die Querfortsätze von der 3. und 4. V. c. schmiegen sich eng an die etwas nach hinten gebogenen und robuster gebauten des Epistropheus an. Bei diesem hat jeder dieser Seitenflügel die $1^1/_2$-fache Länge des Querdurchmessers des Körpers. Bei der 6. V. c. sind die Ringe unten geöffnet, und bei der 7. V. c. fehlt der ganze untere Teil, d. h. die Processus transversi inferiores.

Balaenoptera patagonica BURM. Nach BURMEISTER sind bei dieser Art alle Halswirbel frei. Der Atlas ist relativ hoch, sein Neuralbogen sehr kräftig und seine Querfortsätze stark. Der Wirbelkanal ist in der Mitte verengt, unten breiter als oben. Beim Epistropheus ist der Neuralbogen ebenfalls recht dick. Die oberen und unteren Processus transversi bilden bei der 2., 3. und 4. V. c. Ringe, die nur rechts vollständig sind; bei der 5. V. c. schließen die Ringe beiderseits nicht, und bei der 6. V. c. sind die Querfortsätze weit voneinander getrennt. Bei der 7. V. c. fehlt der Processus transversus inferior. Alle Halswirbel, besonders aber die 3. V. c., sind sehr dünn.

Balaenoptera edeni ANDERSON. Diese Art stammt aus dem Indischen Ozean und ist von JOHN ANDERSON (3) beschrieben. Die Wirbelformel ist C 7, D 10, L 14, Ca 21 = 52. Die Halswirbel sind alle frei. Ihre Maße sind bei dem erwähnten Exemplare in Millimeter umgerechnet:

	Atlas	Epistr.	3.	4.	5.	6.	7. V. c.	
Größte Breite	457	628	570	580	560	520	500	mm
„ Höhe	250	260	250	266	270	280	297	„
„ Länge	—	63	37	44	46	56	89	„

Der 2. Halswirbel ist also auch hier der größte, der 3. der kleinste. Von letzterem ab beginnt die Länge der Körper wieder zuzunehmen.

Beim Atlas sind die vorderen Gelenkflächen ziemlich breit und konvergieren nach unten, so daß sie sich fast berühren. Der Neuralkanal ist hoch und schmal, der Neuralbogen kräftig, sein Dornfortsatz kurz. Die Processus transversi sitzen ziemlich hoch, sind relativ lang und von oben nach unten zusammengedrückt. Die hinteren Gelenkflächen für den Epistropheus sind unten getrennt, und zwischen ihnen fehlt eine Gelenkfläche für den Zahn.

Beim Epistropheus, der 3., 4. und 5. V. c. bilden die Querfortsätze einen Ring; das von ihnen umschlossene Loch ist beim Epistropheus recht klein; sein Durchmesser wächst aber bei jedem folgenden Wirbel. Der Neuralbogen des Epistropheus ist stark, sein Dornfortsatz niedrig. Die Dornfortsätze nehmen bei den folgenden Wirbeln allmählich an Länge zu. Bei der 6. V. c. findet keine Ringbildung statt, da die Processus transversi inferiores sehr kurz sind; bei der 7. V. c. fehlen sie fast ganz. Die Querfortsätze zeigen auch bei diesem Wale das charakteristische Konvergieren, indem sich diejenigen der 2. und 3. V. c. nach hinten, die der 5.—7. V. c. und 1. V. d. nach vorn richten.

Außer den erwähnten Arten werden von einigen Autoren noch eine ganze Reihe anderer, wie B. robusta, B. schlegelii, B. swinhoei u. s. w. angeführt, die aber noch zu wenig bekannt sind, als daß man entscheiden könnte, ob sie den anderen Arten einzugliedern sind oder besondere Arten darstellen.

Megaptera boops (Fabr.), der Buckelwal. Die Wirbelformel ist C 7, D 14, L 11, Ca 21 = 53 (66), (28). Die Halswirbel (Fig. 9) sind fast immer völlig frei. Ihre Länge beträgt ca. $^{1}/_{25}$ der ganzen Körperlänge, ist also etwas größer als durchschnittlich bei den Balänopteren. Struthers (102) gibt für die einzelnen Halswirbel folgende Längen und Höhen an:

	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7. V. c.	
Länge d. Körpers an der Basis	102	51	37	40	44	—	63	mm
Höhe der Wirbelkörper	76	152	171	178	187	—	190	„

Wir sehen also auch hier wieder die bekannte Erscheinung, daß von der 3. V. c. an die Längen und vom Atlas an die Höhen der Körper nach hinten zu immer größer werden. Beim Atlas sind die Gelenkflächen für die Hinterhauptcondylen groß, stehen etwas schräg, aber berühren sich unten nicht, da zwischen ihnen „a wide and deep notch" (102) liegt. Der mittelstarke Neuralbogen trägt einen kurzen Dornfortsatz. Die Processus transversi sind kurz und breit und sitzen hoch an. An der hinteren oberen Kante des Körpers zeigt sich eine kleine Gelenkfläche für den kurzen, breiten Zahn des Epistropheus.

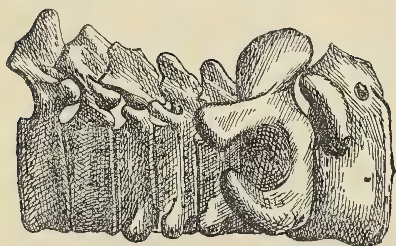


Fig. 9. Megaptera boops (Fabr.) nach Van Beneden und Gervais. Halswirbel von der Seite.

Von den recht ähnlichen Halswirbeln der Gattung Balaenoptera unterscheiden sich die von Megaptera besonders durch die Form ihrer Querfortsätze: „an den Halswirbeln ist der Keporkak (Megaptera boops) sehr leicht kenntlich, indem die großen Seitenringe des 2.—6. Wirbels größtenteils nur durch Faserbänder gebildet werden und bei macerierten Skeletten sich, im Verhältnisse zu den anderen Bartenwalen, nur als kleine zapfenförmige Querfortsätze ausnehmen. Beim Epistropheus erscheinen die breiten Seitenteile dadurch als gabelig gespalten; beim 3., 4. und 5. Halswirbel tritt jederseits nur ein oberer und ein unterer Querfortsatz hervor, welcher letztere schon beim 4. kürzer wird, beim 5. sehr klein und beim 6. kaum mehr kenntlich ist“ (28). Struthers (102) gibt eine Reihe von Maßen von Processus transversi:

	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7. V. c.	
Länge d. Proc. tr. sup.	95	165	152	158	158	165	152	mm
„ „ „ „ inf.	—	140	89	70	6	—	—	„

Die Tabelle zeigt besonders das rasche Kürzerwerden der unteren Querfortsätze sehr deutlich. Beim Epistropheus kommt nach Van Beneden und Gervais (7) gelegentlich doch eine Ringbildung zu stande. Die Querfortsätze der 2., 3. und 4. V. c. sind etwas nach hinten, die der 6. und 7. V. c. nach vorn gerichtet. Die Dornfortsätze wachsen von der 3. V. c. an und sind nach hinten gewendet (bei Balaenoptera nach vorn).

Bezüglich der Bewegungsmöglichkeit der Wirbel sagt Struthers (102), daß sie besonders wegen der starken Bandmassen und der rauhen Oberfläche der Gelenkflächen nur gering sein könne; sie sei aber immer noch größer als bei „Balaenoptera musculus“ (gemeint ist B. physalus). Beim Fötus hat Guldberg eine Vertiefung der Nackenregion beobachtet (49).

Megaptera lalandii (Gray). Diese Art lebt im südlichen Teile des Atlantischen Ozeans. Die Halswirbel sind frei und unterscheiden sich nur wenig von denen von M. boops. Beim Atlas erstreckt sich der Dornfortsatz etwas weiter nach hinten, und die Querfortsätze sind kürzer. Der Querdurchmesser dieses Wirbels ist fast dem senkrechten gleich. Der Epistropheus ist der dickste Wirbel, da er zweimal so dick als der Atlas und fast viermal so dick als die 3. und 4. V. c. ist. Die 3. V. c. ist umgekehrt die dünnste, und von der 4. V. c. an nehmen die Wirbel wieder an Dicke zu. Die Processus transversi inferiores sind bei M. lalandii etwas stärker entwickelt, fehlen aber auch bei der 7. V. c. ganz.

Megaptera Novae Zelandiae und Megaptera kuzira, beide von GRAY aufgestellt, sind sehr zweifelhafte Arten. Ueber ihre Halswirbel wird nichts erwähnt.

Nach FLOWER, VAN BENEDEN und GULDBERG sind Megaptera lalandii, M. Novae Zelandiae, M. kuzira und alle sonst noch aufgestellten Arten höchstens geographische Varietäten von M. boops.

Von fossilen Bartenwalen, die wahrscheinlich zu den Balänopteriden gehören, sind zu erwähnen:

Plesiocetus P. J. BENED. aus dem Miocän und Pliocän, von dem man eine ganze Anzahl von Arten unterscheidet. Von ihm sind sämtliche Halswirbel bekannt; sie sind alle getrennt. Die Dornfortsätze sind klein, die Querfortsätze beim Atlas horizontal und wenig entwickelt; beim Epistropheus bilden sie jederseits einen Ring; bei den folgenden Wirbeln sind sie kurz, weshalb bei ihnen keine Ringbildung erfolgt. Der Zahnfortsatz des Epistropheus ist schon stark rudimentär. Die vorderen Gelenkflächen des Atlas sind groß und stehen fast parallel zueinander.

Cetotherium BRANDT. Diese Gattung stammt aus dem Miocän und soll im allgemeinen den recenten Balänopteriden sehr nahe stehen. Von seinen Halswirbeln ist nur ein sehr kleiner Epistropheus gefunden worden, der aber wohl einem jungen Tiere angehörte. Aus seiner Form läßt sich schließen, daß die Halswirbel alle unverschmolzen waren.

Von Herpetocetus VAN BENEDEN sind die Halswirbel unbekannt.

Pachyacanthus (von GERVAIS aber zu den Zahnwalen gestellt) hat nach BRONN (11) einen langen Zahnfortsatz.

2. Denticeta, Zahnwale.

a) Physeteridae.

α) Physeterinae.

Physeter macrocephalus L., der größte aller Zahnwale (bis 20 m). Seine Wirbelformel ist nach FLOWER (36): C 7, D 11, L 8, Ca 24 = 50, oder nach GULDBERG (53): C 7, D 10, L 10, Ca 25 = 52. Die Halswirbel (Fig. 10) zeigen einen ganz eigenartigen Typus, wie er sonst bei den recenten Cetaceen nirgends vorkommt: die Wirbel 2—6 oder 2—7 sind fest verschmolzen, während der Atlas völlig frei bleibt. Außerdem ist die Wirbelsäule sehr stark

verkürzt; sie ist nach FLOWER kürzer als bei irgend einem anderen Tiere, nämlich bis 1/50 der ganzen Körperlänge. FLOWER hat an der Hand reichen Materials eine sehr eingehende Beschreibung der Halswirbel gegeben (36). Bei allen von ihm untersuchten Exemplaren waren mindestens die Wirbel 2—7 fest verschmolzen, ja bei einem Tiere war auch der 1. Rückenwirbel in die Verschmelzung hineingezogen. Hier seien die wichtigsten der von FLOWER angegebenen Maße (in Millimeter umgerechnet) angeführt:



Fig. 10. Physeter macrocephalus L. nach VAN BENEDEN und GERVAIS. Halswirbel von der Seite.

	Ex. v. Tasmania		Ex. v. Caithness		Ex. v. Yorkshire	
	Atlas	2.—7.	Atlas	2—7.	Atlas	2.—7. V. c.
Länge des Körpers	152	139	170	229	164	229
Größte Breite	952	813	914	926	1016	901
„ Höhe	469	577	539	610	432	—

Maße des Atlas.

	Ex. v. Tasmania	Ex. v. Caithness
Größte Breite	952	914
Breite zwischen d. Außenkanten der vorderen Gelenkflächen	584	635
Größte Breite jeder dies. Flächen	215	254
„ Höhe „ „ „	368	424
Weite des Neuralkanales	247	279
Höhe „ „	254	266
Höhe des schmalen unteren Teiles des Neuralkanales	102	63
Weite des schmalen unteren Teiles des Neuralkanales	82	25
Seine schmalste Stelle	25	25
Höhe des unteren Bogens	164	184
Größte Höhe des Wirbels	469	539
Vertikale Höhe der Processus transversi am Außenrande	356	—
Größte Dicke derselben (von vorn nach hinten)	127	—
Höhe des Neuralbogens in der Mitte	63	88

	Ex. v. Tasmania	Ex. v. Caithness
Dicke des Neuralbogens (von vorn nach hinten)	94	—
Länge der unteren Knochenfläche in der Mittellinie	152	170
Abstand der äußeren Kanten der hinteren Gelenkflächen	635	—

Maße der verschmolzenen 6 hinteren Halswirbel.

	Ex. v. Tasmania	Ex. v. Caithness
Größte Breite	813	926
„ Höhe	577	610
Weite der vorderen Oeffnung des Neuralkanales	215	254
Höhe der vorderen Oeffnung des Neuralkanales	164	178
Höhe des gemeinsamen Wirbelkörpers	241	266
Länge des gemeinsamen Wirbelkörpers (obere Fläche)	102	164
Länge des gemeinsamen Wirbelkörpers (untere Fläche)	133	215
Länge des Wirbelkörpers (seitliche Fläche)	229	291
Breite der hinteren Körperfläche der 7. V. c.	444	381
Höhe der hinteren Körperfläche der 7. V. c.	272	317

Es fällt bei diesen Maßen sofort die große individuelle Verschiedenheit ins Auge; so ist der Atlas, wie es scheint, meist kürzer als die verschmolzenen Wirbel 2—7 zusammen, kann aber auch länger sein. Aehnlich verhält es sich mit der Breite und allen anderen Maßen und das nicht nur bei Tieren wesentlich verschiedener, sondern fast genau derselben Größe. Ebenso schwankt das Verhältnis der Länge der Halswirbelsäule zur Länge des ganzen Tieres bedeutend mehr, als bei irgend einem anderen Wale; es kann $^1/_{38}$ bis $^1/_{50}$ betragen [oder nach Van Benedens Abbildung (7) $^1/_{28}$ bis $^1/_{36}$ der Länge der Wirbelsäule].

Die Form des allein unverschmolzenen Atlas ist sehr eigenartig. Durch die große Höhe des kurzen Querfortsatzes und die Geradheit des oberen und unteren Randes bekommt er, von vorn oder hinten betrachtet, eine länglich-viereckige Gestalt, wie sie der Atlas keines anderen Wales zeigt. Er ist wie alle Halswirbel von vorn nach hinten zusammengepreßt, aber lange nicht so stark wie die hinteren Wirbel. Seine Vorderseite trägt 2 große, für die

Hinterhauptscondylen bestimmte konkave Gelenkflächen, die nach unten konvergieren, sich aber nur auf ca. 50 mm nahekommen. Hinten ist der Atlas sehr flach, zeigt also keine gut entwickelten Gelenkflächen für den Epistropheus. Sein Neuralkanal ist dreieckig, mit nach unten gerichtetem Winkel; der ihn oben begrenzende Neuralbogen ist eine fast horizontale Knochenspange. Von hinten gesehen, erscheint der Neuralkanal in zwei Abschnitte, einen oberen, quer verlängerten, den eigentlichen Neuralkanal, und einen unteren, senkrecht stehenden, zerlegt. Für den Durchtritt des ersten Halsnerven ist kein geschlossenes Foramen, sondern je eine offene, ziemlich kleine Grube vorhanden. Die Unterseite des Atlas zeigt hinten einen breiten, stumpfen Fortsatz, der sich unten an den Epistropheus anlehnt, ein Fortsatz, wie er sich bei allen anderen Walen, bei denen der Atlas frei ist, findet. Bei Physeter ist er aber kürzer, massiver und hat keine glatte Gelenkfläche an seinem hinteren oberen Ende. Eine sehr eigentümliche Form zeigen auch die Processus transversi; sie sind kurze, senkrecht stehende Cristen, deren sehr ausgedehnte Basis sich vom Neuralbogen bis zur unteren Kante der Gelenkflächen erstreckt; ihre hintere Fläche ist nahe der Spitze konkav. Der äußere Rand ist unten dicker als oben und zeigt bei dem beschriebenen Exemplare, besonders in der Nähe des unteren Winkels, eine rauhe, körnige Oberfläche, da er wahrscheinlich noch nicht völlig verknöchert ist. Ein Dornfortsatz fehlt beim Atlas meist ganz.

Die Wirbel 2—7 sind, wie oben erwähnt, völlig mit Körpern, Neuralbögen und Dornfortsätzen verschmolzen; ihre Grenzen kann man nur noch an den Löchern erkennen, die für den Austritt der Halsnerven dienen. Am bemerkenswertesten ist aber bei diesen Wirbeln ihre starke Verkürzung, von der besonders der 2., 3., 4. und 5. betroffen sind. Relativ wenig verkürzt ist die 7. V. c.; denn ihre Länge ist so groß wie 4., 5. und 6. V. c. zusammen. In der Mitte der sehr flachen Vorderseite des Epistropheus erhebt sich eine kleine, rauhe Kuppe nur wenig über die Umgebung (bei einem der von Flower beschriebenen Tiere 19 mm): der Rest des Zahnfortsatzes. Seine untere Kante ist etwas ausgehöhlt, um den nach hinten sich erstreckenden unteren Fortsatz des Atlas aufzunehmen. Seitlich liegen die nur schwach konkaven, unregelmäßig vierseitigen Gelenkflächen für den Atlas. Die breiten Seitenteile des Neuralbogens erheben sich unmittelbar über den Gelenkflächen und vereinigen sich bald zu der rauhen Masse des Dornfortsatzes. Der Neuralkanal des Epistropheus ist dreieckig,

mit nach oben gerichtetem Winkel und etwas breiter als hoch. Der Processus transversus setzt sich breit an, ist sehr kurz und von vorn nach hinten zusammengedrückt.

Die Processus transversi inferiores der Wirbel 1—6 scheinen immer zu fehlen. Bei der 7. V. c. treten oft an ihrer Stelle unregelmäßige Vorsprünge auf; aber bei einem Exemplare fand sich doch ein, wenn auch kurzer, unterer Querfortsatz, aber auch nur auf der rechten Seite. Eine Gelenkfläche für das Köpfchen der 1. Rippe findet sich niemals. Ein deutlich ausgeprägter oberer Querfortsatz ist nur beim 7. Wirbel vorhanden; er entspringt von der Seite des Neuralbogens und ist „irregularly triangular, and very much compressed"; seine Basis ist gleich seiner Länge (nach Flower 51 mm). Dieser Fortsatz scheint aber auch fehlen zu können, wenigstens zeigt die von Gervais (7) gegebene Abbildung keinen solchen. Die oberen Querfortsätze der Wirbel 3—6 bestehen aus nur kleinen, unregelmäßigen Erhebungen auf den Seitenteilen der Neuralbögen, d. h. den dünnen Lamellen, die zwischen den zum Durchtritt der Halsnerven dienenden Löchern liegen. Von diesen Lamellen ist die zum Epistropheus gehörende bei weitem die stärkste; bedeutend schwächer sind schon die der 7. V. c., die aller anderen Wirbel sind aber sehr dünn: „scarcely thicker than card-board" und so zerbrechlich, daß sie bei keinem der von Flower untersuchten Skelette unversehrt waren. Die Breite der für die Nerven bestimmten Löcher ist ungefähr gleich (13 mm), ihre Höhe nimmt aber von vorn nach hinten ab.

Der gemeinschaftliche Processus spinosus der Wirbel 2—7 hat ebenfalls eine Gestalt, die beträchtlich von den bei anderen Cetaceen sich findenden Formen abweicht. Er ist eine quer verlängerte, von vorn nach hinten abgeplattete, rauhe Knochenmasse. Seitlich von dem eigentlichen spitzen Dornfortsatze erheben sich 2 schulterähnliche Massen, die durch eine deutliche Grube vom Dorn getrennt sind und besonders zum Epistropheus zu gehören scheinen.

Zygapophysen treten nur hinten am 7. Halswirbel auf; ihre Gelenkflächen stehen senkrechter als bei anderen Walen.

Von fossilen Formen steht wahrscheinlich

Homocetus willersii (Du Bus) aus dem Crag von Antwerpen dem recenten Physeter nahe. Bei ihm ist ebenfalls der Atlas frei, aber von den folgenden Wirbeln sind nur der 2.—5. verschmolzen, während der 6. und 7. frei bleiben. Gervais bildet einen Längsschnitt durch eine Halswirbelsäule ab (Fig. 11), die er als

wahrscheinlich zu H. willersii gehörend bezeichnet. Der Schnitt zeigt, daß noch die Grenzen der Wirbelkörper zu sehen sind.

Die übrigen zu den Physeterinae gehörenden Formen zeigen auch den Atlas mit den anderen Halswirbeln verschmolzen.

Euphysetes simus (Owen) hat nach Beddard (5) die Wirbelformel C 7, D 14, L 5, Ca 24 = 50. Alle Halswirbel sind mit Körpern, Neuralbögen und Dornfortsätzen verschmolzen.

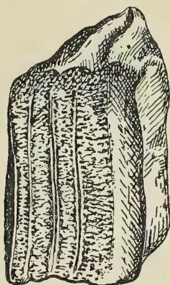


Fig. 11.



Fig. 12.

Fig. 11. Homocetus Willersii nach Van Beneden und Gervais. Längsschnitt durch die Halswirbelsäule. $^4/_{15}$.

Fig. 12. Kogia breviceps Gray nach Gervais. Halswirbel von der Seite. $^1/_8$.

Kogia breviceps Gray ist mit einer Länge von nur 4 m die kleinste Art unter den Physeterinen. Alle Halswirbel (Fig. 12) sind fest miteinander verschmolzen (7); Atlas und Epistropheus lassen sich nur an ihren freien Querfortsätzen unterscheiden. Die Wirbelformel ist nach Benham (8) C 7, D 13, L 9, Ca 23 = 52, nach Beddard (5) C 7, D 13, L 9, Ca 25 = 54. Die Länge der Halswirbel beträgt nach der von Gervais (7) gegebenen Abbildung ca. $^1/_{43}$ der Körperlänge und ca. $^1/_{24}$ der Wirbelsäule.

Kogia floweri und Kogia pottsi werden noch erwähnt, aber über ihre Halswirbel nichts Näheres gesagt.

Kogia grayi (Mac Leay). Die Halswirbel sind alle verschmolzen, so daß man ihre Grenzen schwer feststellen kann. Atlas und Epistropheus haben konische Querfortsätze. Die unteren Processus transversi sind sehr klein. Die Wirbelformel ist nach Gray C 7, D 14, L 9, Ca 21 = 51.

β) Ziphiinae.

Hyperoodon rostratus (Pontoppidan), der Dögling. Die Wirbelformel dieser bis 10 m langen Art ist C 7, D 9, L 10—11, Ca 16—19 = 42—45. Der Kopf ist äußerlich durch eine ganz

schwache Einsenkung abgegrenzt (65). Die Halswirbelsäule (Fig. 13) zeigt eine starke Verkürzung, denn sie ist ca. $^1/_{40}$ der ganzen Körperlänge und ca. $^1/_{31}$ der Länge der Wirbelsäule (GERVAIS, 7). Alle Halswirbel sind mit den Körpern und meist auch mit den Dornfortsätzen verschmolzen und zwar schon beim Fötus (7). Bisher haben nun alle Autoren angenommen, daß in dieser Verschmelzung 7 Wirbel aufgegangen sind, eine Ansicht, die aber von GERSTÄCKER (43) bekämpft wird, der behauptet, daß die Verschmelzungsmasse aus 8 Wirbeln bestünde, daß es also entweder 8 Halswirbel gäbe, oder daß der erste Rückenwirbel unter Verlust seiner Rippen mithineingezogen wäre. Er begründet diese Ansicht damit, daß er, wie auch andere, 7 Zwischenwirbellöcher konstatiert habe. Unter anderem habe auch VROLIK (114) diese 7 Löcher gesehen, aber falsch gedeutet. Dieser sagt: „Aan de basis dezer doornswijze uitsteeksels zijn zes tuschenwervelgaten .....“ „..... in het tuschenwervelgat, tuschen den zeschen en zevenden halswervel, is aan weêrszijde een middelschot, hetwelk het in tweeën scheidt; hierdoor woordt schijnbaar het aantal tuschenwervelgaten met een vermeerded.“ Nach GERSTÄCKER ist nun diese Vermehrung nicht scheinbar, sondern es handelt sich wirklich um 8 Wirbel. Andere Autoren erwähnen nur 6 Zwischenwirbellöcher; es scheinen also individuelle Verschiedenheiten in der Anzahl der verschmolzenen Wirbel vorzukommen. Eine Verschmelzung des ersten Rückenwirbels findet sich ja auch bei anderen Cetaceen. Daß gerade bei Hyperoodon die Zahl der verschmolzenen Wirbel stark zu variieren scheint, geht auch aus der von GERVAIS erwähnten Tatsache hervor, daß bei einem Exemplare nur die ersten 6 verschmolzen waren. Vielleicht spielt hierbei der Altersunterschied eine Rolle, so daß wohl, wie bei vielen anderen Walen, auch bei Hyperoodon mit dem Alter die Zahl der verschmolzenen Wirbel zunimmt. Die Anzahl der verschmelzenden Dornfortsätze ist verschieden: bald findet sich ein allen Halswirbeln gemeinsamer Processus spinosus, bald ist der des letzten

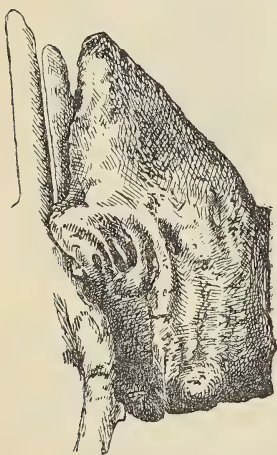


Fig. 13. Hyperoodon rostratus (PONT.) nach VROLIK. Halswirbel von der Seite. $^2/_{15}$.

Wirbels mehr oder weniger frei. Der Atlas zeigt zwei große, unten ineinander übergehende Gelenkflächen für die Hinterhauptscondylen. Der Zahnfortsatz des Epistropheus ist stark reduziert und hat nach GERVAIS kein eigenes Verknöcherungszentrum. Der starke Querfortsatz, der vorn an der Wirbelmasse ansitzt, ist das Verschmelzungsprodukt der Processus transversi mehrerer Wirbel, nach GERSTÄCKER der Processus transversi inferiores (Proc. costarii) der Wirbel 1—4. Er ist senkrecht durchbohrt: „In den kopp van het dwarse uitsteeksel is eene opening, door welke de wervelslagader heengaat“ (114). Die übrigen Wirbel haben keine unteren Querfortsätze. Bei der 4.—7. V. c. treten an den nach hinten immer dünner werdenden Neuralbögen kleine Processus transversi superiores auf. Der gemeinschaftliche Dornfortsatz steigt schräg nach hinten und zeigt eine rauhe Oberfläche. Ist der Processus spinosus der 7. V. c. getrennt, so hat er eine größere oder geringere Aehnlichkeit mit den Dornfortsätzen der ersten Rückenwirbel, schmiegt sich aber mit seinem Basalteil eng an die vor ihm liegende Masse an.

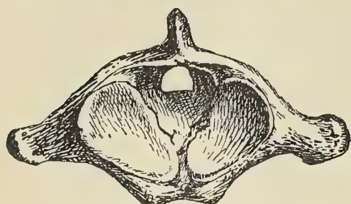
Die verschmolzenen Wirbelkörper zeigen an ihrer Unterseite 6 quere Eindrücke als Reste ihrer früheren Trennung. Von dem unteren hinteren Rande des letzten mitverschmolzenen Wirbels entspringen 2 nach vorn verlaufende stumpfe Fortsätze, wohl Ansatzstellen von Sehnen. Unten seitlich findet sich am letzten Halswirbel jederseits eine Gelenkfläche für das Köpfchen der 1. Rippe.

Ueber die Halswirbel der in südlichen Meeren lebenden Art Hyperoodon planifrons ist nichts Näheres bekannt.

Bei Hyperoodon fossile waren nach GERVAIS (7) nur die ersten 6 Wirbel verschmolzen, der 7. dagegen völlig frei.

Ziphius cavirostris CUVIER. Wirbelformel: C 7, D 9—10, L 11, Ca 21 = 48—49. Die Halswirbel (Fig. 14) zeigen im allgemeinen eine bei weitem geringere Reduktion als bei Hyperoodon. Die Zahl der verschmolzenen ist sehr variabel, da manchmal nur die ersten 4, oft aber die ersten 5 oder 6 miteinander verwachsen; die 7. V. c. bleibt aber immer frei. Diese Variabilität hängt wohl wieder vom Alter ab; denn man findet Exemplare, die sich in einem Zwischenstadium befinden, bei denen der den verschmolzenen Halswirbeln benachbarte bereits mit seinem Dornfortsatz mit ihnen verwachsen ist. Bei dem von DUVERNOY (27) unter dem Namen Hyperoodon de GERVAIS beschriebenen Exemplare waren die 1.—4. V. c. mit den Körpern, die 1.—3. mit ihren Neuralbögen (der von der 4. V. c. war halb frei) und die 1.—6. V. c. mit den

Dornfortsätzen verschmolzen. Die Verwachsung der Dornfortsätze war also wie gewöhnlich die weitgehendste, und der Neuralbogen der 4. V. c. und der Körper der 5. V. c. standen offenbar gerade im Begriffe ebenfalls zu verschmelzen. Die Körper der beiden letzten Halswirbel waren gänzlich frei und durch Zwischenwirbelscheiben getrennt. Der gemeinsame Processus spinosus der ersten 6 Wirbel ist „très saillante et très large d'avant en arrière". Bei ihm sind alle Spuren der früheren Trennung verloren gegangen. Der freie Dornfortsatz des 7. Halswirbels ist nach GERVAIS kürzer als seine Nachbarn.



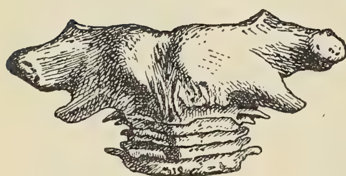


Fig. 14. Ziphius cavirostris CUV. nach GERVAIS. Halswirbel von vorn und oben. $^{2}/_{15}$.

Die Processus transversi des Atlas und des Epistropheus sind zu einer recht ausgedehnten Masse verschmolzen. Der folgende Fortsatz (der der 3. V. c.) ist bedeutend kleiner und bildet mit den vorhergehenden eine Gabel. Die Fortsätze der Wirbel 4, 5, 6 und 7 sind ganz frei und im allgemeinen kurz; nur die des letzten Halswirbels sind stärker und länger. Nach DUVERNOY unterscheidet sich die Halswirbelsäule von Ziphius besonders durch diese Fortsätze von der von Hyperoodon.

Die südliche Art Ziphius australis BURM. zeigt vielleicht einige Unterschiede im Bau der Halswirbelsäule. Hier sind bei einem Exemplare Atlas, Epistropheus und die 3. V. c. einerseits und die 4. und 5. V. c. andererseits miteinander verschmolzen, die 6. und 7. V. c. aber völlig frei. Gerade diese Art der Verschmelzung läßt es aber als sehr wahrscheinlich erscheinen, daß in höherem Alter auch eine Verwachsung zwischen der 3. und 4. V. c. eingetreten wäre, so daß dann die Wirbel 1—5 verschmolzen wären, also ganz wie bei Ziphius cavirostris.

Von der Gattung Mesoplodon unterscheidet FLOWER 6 Arten, die sich aber in der Bildung der Halswirbel sehr ähnlich sind. Die Zahl der verschmolzenen schwankt, doch sind mindestens Atlas und Epistropheus miteinander verwachsen. Am besten bekannt ist

Mesoplodon bidens (SOWERBY). Diese bis 5 m lange Art hat die Wirbelformel C 7, D 10 (9), L 9—11, Ca 19—20 = 46—47.

Bei dem einen der von Grieg (48) beschriebenen Tiere waren, wie gewöhnlich, nur Atlas und Epistropheus verschmolzen, bei einem anderen jedoch außerdem noch der 3., 4. und 5. unter sich mit den Neuralbögen. Bei einem dritten Exemplar (4) war die 3. V. c. „kaum gegen den Epistropheus beweglich und von ihm durch geringe Knorpel getrennt“, während sich zwischen den übrigen normalerweise „dicker Gelenkknorpel und volle Beweglichkeit“ fand. Bei dem von Gervais (7) beschriebenen Exemplare hatte die Verschmelzung auch den 3. Halswirbel ergriffen, und bei dem von Flower (40) erwähnten war noch der Dornfortsatz des 4. Wirbels mitverwachsen. Es scheint also auch bei dieser Art mit zunehmendem Alter die Verschmelzung fortzuschreiten. Atlas und Epistropheus sind die längsten Wirbel, die folgenden sind recht kurz, nehmen aber von der 4. V. c. an nach hinten allmählich an Länge zu.

Bei den von Malm (70) gemessenen Exemplaren ergaben sich folgende Maße:

	1. + 2.	3.	4.	5.	6.	7. V. c.
Länge des Körpers an der Unterseite	49 (45)	9 (15)	18 (15)	15 (15)	15 (19)	22 mm (22)

In Klammern sind die Zahlen des 2. Exemplares beigefügt.

Ganz ähnlich verhalten sich die von Grieg (48) und Aurivillius (4) gegebenen Maße:

	Grieg No. 1	Grieg No. 2	Aurivillius
Länge der Körper der 1. u. 2. V. c.	44	42	45 mm
„ „ „ „ 3. „ „	12	12	15 „

Die Dornfortsätze von Atlas und Epistropheus sind ebenfalls immer verschmolzen; sie erheben sich als ziemlich breite Pyramiden und sind etwas nach hinten gerichtet. Der Dornfortsatz der folgenden Wirbel scheint oft zu fehlen, ja bei jungen Tieren können die Neuralbögen oben offen bleiben, so beim 4. und 5. Halswirbel des einen, beim 3., 4. und 5. des anderen der von Grieg beschriebenen Exemplare; dasselbe Verhalten zeigen die Neuralbögen bei dem von Aurivillius besprochenen Tiere. Die Dornfortsätze der 6. und 7. V. c. scheinen dagegen immer vorhanden zu sein und besitzen eine ziemlich bedeutende Länge; bei dem von Aurivillius beschriebenen Exemplare war der der 6. V. c. 25 mm, der der 7. V. c. 73 mm und der der 1. V. d. 115 mm lang; sie sind etwas nach vorn gerichtet. Zygapophysen finden sich am 3.—7. Halswirbel.

Die Processus transversi superiores „... werden von einem Höcker an der Außenseite der Neurapophysen des Atlas angedeutet; sie sind an den folgenden Wirbeln bis auf den 7. Brustwirbel inkl. ausgebildet“ (4). Am Atlas liegen sie an der Mitte der Außenseite, beim Epistropheus etwas tiefer, und von der 3. V. c. an steigen sie mit ihrer Basis immer höher am Wirbel hinauf. Beim Epistropheus, bei der 3. und 4. V. c. kommt es meistens zu einer mehr oder weniger vollständigen Ringbildung, indem die Spitzen der oberen und unteren Querfortsätze sich miteinander verbinden und so einen Kanal für die Arteria vertebralis bilden. Die Spitzen sind bei jugendlichen Exemplaren durch Knorpel, bei älteren durch Knochen verbunden. Die oberen Processus transversi nehmen schon vom 4. Wirbel ab immer mehr ihre Richtung nach vorn, eine Eigentümlichkeit, die beim letzten Hals- und 1. Brustwirbel ihren Höhepunkt erreicht. Die Processus transversi inferiores bilden bei der 2., 3. und oft auch bei der 4. V. c., wie erwähnt, den unteren Teil der Seitenringe und sind an der 5. und 6. V. c. etwas nach unten gerichtet; bei der 7. V. c. treten gerade nach außen gerichtete kurze Fortsätze auf, die an ihrer Hinterseite eine Gelenkfläche für das Köpfchen der 1. Rippe tragen. Die Ringbildung ist übrigens oft unsymmetrisch, indem sie auf der einen Seite vollkommener entwickelt ist, als auf der anderen. Die Gelenkflächen für die Condylen des Hinterhauptes sind ziemlich schräg gestellt und konvergieren nach unten. Nach Malm betrug der Abstand der Gelenkflächen

oben: bei No. 1 : 58 mm, bei No. 2 : 52 mm
unten: „ „ 1 : 8 „ , „ „ 2 : 10 „

Für Breite, Höhe und Länge der ersten 3 Wirbel geben Grieg und Aurivillius folgende Maße:

	Grieg				Aurivillius		
	No. 1		No. 2				
	1+2.	3.	1+2.	3.	1+2.	3.	V. c.
Größte Höhe	49	46	43	45	40	32	mm
„ Breite	108	58	102	50	105	55	„
„ Länge	44	12	42	12	45	15	„

Mesoplodon grayi Haast hat die Wirbelformel C 7, D 9, L 11, Ca 20 (+ 1?) = 47 (+ 1?).

Mesoplodon australis Flower (vielleicht = M. hectori). Die Wirbelformel ist C 7, D 10, L 11, Ca 20 (+ 1?) = 48 (+ 1?). Bei beiden Arten fehlt nach Flower (40) wahrscheinlich ein Schwanzwirbel.

Die Halswirbel der beiden Arten sind sich so ähnlich, daß Flower meint, wenn man das verschiedene Alter (M. grayi ist ein junges, M. australis ein erwachsenes Tier) der beiden Exemplare und die Neigung zu variieren berücksichtige, könne man zweifeln, ob überhaupt im Bau der Halswirbel sich spezifische Unterschiede fänden. Bei beiden sind nur Atlas und Epistropheus verschmolzen, und zwar völlig mit Körper und Neuralbogen, nach Flower ist dies: „the minimum of vertebral union known in any Ziphioid".

Der Atlas trägt vorn jederseits ein völlig geschlossenes Foramen für den Durchtritt des 1. Halsnerven. Bei M. grayii kommt es beim Epistropheus links zu einer Ringbildung der Querfortsätze, bei M. australis fehlt sie beiderseits; sonst tritt bei keinem Wirbel ein Ring auf. Bei M. australis sind an der 6. V. c. die oberen Processus transversi sehr kurz und reduziert und der untere auf der linken Seite fast doppelt so lang wie der rechte: nach Flower nur eine individuelle Eigenschaft; diese Fortsätze sind nach unten und außen und besonders nach hinten gerichtet. Neuralbögen und Dornfortsätze sind gut entwickelt; bei der 6. V. c. ist der Dornfortsatz so hoch wie der Neuralbogen (bei beiden Arten). Bei der 7. V. c. ist er bei M. australis bedeutend höher als bei M. grayi, was aber vielleicht am Altersunterschied liegen kann. Der 7. Halswirbel zeigt bei beiden Arten jederseits eine Gelenkfläche für das Köpfchen der 1. Rippe; unterhalb dieser Fläche findet sich ein Rest des Processus transversus inferior in Gestalt eines kleinen Tuberkulums, ein Beweis dafür, daß die Gelenkfläche nicht mit dem Processus transversus inferior identisch ist.

Flower gibt folgende Maße:

	M. australis	M. grayi	
Gesamtlänge der V. c. (an der Unterseite)	130	124	mm
Länge der Körper der 1.+2. V. c.	48	43	„
Länge des Körpers der 7. V. c.	23	15	„
Größte Höhe des Atlas	130	117	„
„ „ der 3. V. c.	104	89	„
„ „ „ 6. „ „	140	127	„
„ „ „ 7. „ „	180	142	„
Breite zwischen den Außenrändern der Gelenkflächen des Atlas	94	99	„
Breite zwischen den Enden der Processus transversi des Atlas	142	140	„

Nur eine Strecke ist bei dem jungen Exemplare von M. grayi größer, als bei M. australis, nämlich die Breite zwischen den

Außenrändern der vorderen Gelenkflächen des Atlas. Das ist, wenn man die Jugend des Tieres bedenkt, nach FLOWER ein Beweis dafür, daß diese Art im erwachsenen Zustande größer ist als M. australis.

Die Zahl der verschmolzenen Wirbel kann übrigens, wie es scheint, auch bei diesen Arten variieren, denn HAAST (40) erwähnt ein erwachsenes Weibchen von M. grayi, bei dem die ersten 3 Halswirbel verschmolzen waren. Also auch hier ist ein stärkeres Umsichgreifen der Verschmelzung mit zunehmendem Alter zu konstatieren. Die Länge der Halswirbelsäule ist bei beiden Arten nach FLOWER $^{1}/_{35}$ der ganzen Körperlänge; die Verkürzung ist also nicht sehr groß.

Mesoplodon layardi (GRAY). Das Exemplar im Canterbury Museum, New Zealand, hat die Wirbelformel C 7, D 10, L 10, Ca 19 = 46. Von den Halswirbeln sind 1—3 zu einem großen dreiseitigen Knochen verschmolzen, alle übrigen völlig frei.

Mesoplodon densirostris (BLAINVILLE). Normal scheinen bei dieser Art die Wirbel 1—3 verschmolzen zu sein. FLOWER (40) aber erwähnt ein Exemplar, bei dem die Wirbel 1—3 einerseits und 5—7 andererseits verwachsen waren; die 4. V. c. war halb frei.

Berardius arnouxi DUVERNOY. Die Wirbelformel dieser Art ist nach FLOWER (39) C 7, D 10, L 12, Ca 19 = 48. Die Halswirbelsäule (Fig. 15) des von diesem Autor sehr eingehend beschriebenen Exemplares war 254 mm lang, also ca. $^{1}/_{36}$ der ganzen Körperlänge (9,30 m) und ca. $^{1}/_{29}$ der Länge der Wirbelsäule [bei dem von GERVAIS abgebildeten Tiere (7) ca. $^{1}/_{24}$ der Länge der Wirbelsäule].

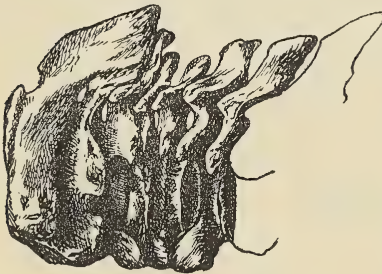


Fig. 15. Berardius arnouxi DUV. nach FLOWER. Halswirbel von der Seite gesehen. $^{2}/_{15}$.

Die Halsregion ist besser entwickelt, als bei den meisten Zahnwalen, und zwar besonders im hinteren Teile. Sie zeigt im allgemeinen, abgesehen von der Verschmelzung der ersten 3 Wirbel, eine große Aehnlichkeit mit der von Delphinapterus leucas. Atlas, Epistropheus und die 3. V. c. sind fest mit den Körpern verschmolzen, die beiden ersten außerdem noch mit den aufsteigenden Teilen der Neuralbögen, während die Wirbel 2 und 3 nur eine Verwachsung der Teile zeigen, die den Zygapophysen entsprechen,

und der obere Teil der Neuralbögen frei bleibt. Alle anderen Wirbel sind völlig frei; bei ihnen sind noch die Nähte der Epiphysen zu erkennen; es ist also ein noch junges Tier. Aber aus der Beschaffenheit der unverschmolzenen Halswirbel schließt FLOWER, daß auch bei höherem Alter eine weiter gehende Verschmelzung nicht stattfinde, während HAAST aus der Verwandtschaft mit Hyperoodon auf eine im Alter eintretende umfangreichere Verschmelzung schließen zu müssen glaubt.

Die vorderen Gelenkflächen des Atlas sind klein, beträchtlich kleiner als bei Hyperoodon, und gehen nicht mit ihren unteren Rändern ineinander über. Für den ersten Halsnerven findet sich nur eine tiefe, nach vorn geöffnete Grube, kein Kanal. Die Körper aller Halswirbel sind breiter als hoch. Die verschmolzenen Dornfortsätze des Atlas und des Epistropheus sind mäßig entwickelt und überdecken, sich nach hinten lehnend, den kurzen spitzen Dorn des 3. Wirbels. Bei der 4. und 5. V. c. sind die Neuralbögen oben offen; ein Dornfortsatz fehlt also. Diese Oeffnung dürfte wohl bei älteren Exemplaren verwachsen. Einen Dornfortsatz entbehren auch die beiden letzten Halswirbel. Auffallend ist die Höhe des Neuralkanales; sie ist bei der 4. und 5. V. c. größer als die Breite. Die Wirbel 3—7 zeigen vordere und hintere Zygapophysen. Die Processus transversi des Atlas, die nicht mit denen des Epistropheus verschmolzen sind, sind wenig entwickelt und sitzen tief an den Seiten des Wirbelkörpers. Beim Epistropheus finden sich jederseits zwei kurze Querfortsätze, die von vorn nach hinten zusammengepreßt erscheinen. Bei der 3. V. c. entspringen die oberen Querfortsätze vom Fuße der Pediculi, bei allen folgenden etwas höher; sie sind kurz, spitz und nach unten gerichtet (bei der 6. V. c. außerdem etwas nach vorn) und nehmen von der 4.—6. V. c. an Größe zu. Die unteren Querfortsätze entspringen von der unteren äußeren Kante des Körpers, sind ebenfalls kurz und enden mit einer rauhen Verdickung; ihre Richtung ist bei der 3. V. c. nach unten, außen und hinten, bei der 4. und 5. V. c. nach unten und außen, bei der 6. V. c. nach unten und vorn. Die der 4. V. c. sind die längsten und am meisten zusammengedrückt, während die der 6. V. c. sich unter den Körper der 5. V. c. erstrecken. Bei der 7. V. c. findet sich über ihrer Stelle eine gut entwickelte Gelenkfläche für das Capitulum der ersten Rippe.

FLOWER gibt folgende Maße:

Länge der Körper aller 7 Halswirbel (an d. unt. Fläche)	254 mm
„ „ „ der verschmolzenen 1.—3. V. c.	89 „
„ „ „ „ 4. V. c.	33 „
„ „ „ „ 5. „ „	33 „
„ „ „ „ 6. „ „	35 „
„ „ „ „ 7. „ „	42 „
Größte Höhe der 2. V. c. (inkl. Processus spinosus)	269 „
„ „ „ 7. „ „ „ „ „	213 „
Breite zwischen den Außenrändern der vorderen Gelenkflächen des Atlas	218 „
Höhe der Gelenkflächen des Atlas	144 „
Breite zwisch. den Spitzen der Processus transversi des Atlas	299 „
Höhe des Neuralkanales im Bogen des Atlas	70 „
Größte Breite des Neuralkanales im Bogen des Atlas	82 „
Höhe des Neuralkanales im Bogen der 7. V. c.	82 „
Größte Breite des Neuralkanales im Bogen der 7. V. c.	89 „
Breite des Körpers der 7. V. c.	131 „
Höhe „ „ „ 7. „ „	106 „
Breite zwischen den Spitzen der Processus transversi der 7. V. c.	240 „

Die jetzt lebenden Ziphiinen sind nur die Reste einer Familie, die früher, im Tertiär, eine bedeutend größere Verbreitung und Artenzahl hatte. Von diesen fossilen Tieren sind meist nur die Schädel gefunden worden, und wir wissen daher nichts über die Form ihrer Halswirbel. Von einer Art aber,

Placoziphius duboisii Van Beneden, ist der Atlas erhalten geblieben (Fig. 16). Die von Van Beneden und Gervais (7) gegebene Abbildung zeigt seine querovale Form, seine tiefen, schräg unter dem Neuralkanal gelegenen Gelenkflächen für die Hinterhauptscondylen und seine kurzen, stumpfen Querfortsätze; ein Processus spinosus fehlt gänzlich. Bei diesem Tiere war also, abweichend von den heutigen Ziphiinen, auch der Atlas unverschmolzen.

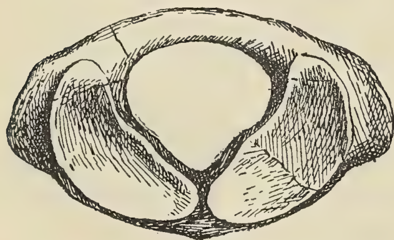


Fig. 16. Placoziphius duboisii Van Beneden nach Gervais. Atlas von vorn. $^4/_{15}$.

b) Platanistidae.

α) Platanistinae.

Platanista gangetica Lebeck. Eine sehr eingehende Beschreibung dieser Art hat Anderson (3) gegeben. Nach ihm ist die Wirbelformel C 7, D 10—11, L 7—8, Ca 26—27 = 51—52.

Bei 20 untersuchten Skeletten fanden sich nie weniger als 51 Wirbel. Die Halswirbel sind sämtlich stets getrennt und sehr wenig verkürzt. Die von ANDERSON beschriebenen Skelette hatten folgende Masse:

Skelett	No.	Länge des ganzen Skelettes	Länge der V. c.	Verhältnis
Weibchen	1	2,31 m	0,13 m	1/18
	2	2,08 „	0,122 „	1/17
	3	1,96 „	0,114 „	1/17
	4	1,36 „	0,093 „	1/15
	5	1,32 „	0,098 „	1/13
Männchen	6	1,84 „	0,124 „	1/15
	7	1,82 „	0,112 „	1/16
	8	1,71 „	0,111 „	1/15
	9	1,61 „	0,102 „	1/16
	10	1,59 „	0,092 „	1/17
	11	1,47 „	0,09 „	1/16
	12	1,44 „	0,089 „	1/16
	13	1,31 „	0,083 „	1/16
	14	1,11 „	0,072 „	1/15
	15	0,95 „	0,055 „	1/17

Die Halswirbelsäule (Fig. 17) ist demnach im Durchschnitt $^1/_{16}$ der ganzen Körperlänge, oder nach der von GERVAIS (7) gegebenen Abbildung ca. $^1/_{12}$ der Länge der Wirbelsäule; man kann also überhaupt kaum von einer Verkürzung reden. Wie so vieles andere, zeigen auch die Halswirbel bei diesen Tieren eine abnorme Länge. Aus der Tabelle scheint auch hervorzugehen, daß im allgemeinen bei den kleineren, jüngeren Tieren die Halswirbel noch etwas länger sind, daß also beim Erwachsenen doch auch eine Verkürzung dieses Teiles der Wirbelsäule stattfindet.



Fig. 17. Platanista gangetica LEBECK nach ANDERSON. Halswirbelsäule von der Seite.

Jedenfalls haben die Platanistiden unter allen Walen den längsten Hals, stehen also hierin auf einer ursprünglicheren Stufe.

Die einzelnen Wirbel (Fig. 18) haben folgende Gestalt. Der Atlas ist bedeutend breiter als hoch und ist der längste Halswirbel. Die beiden großen vorderen Gelenkflächen liegen weit auseinander und ziemlich parallel; sie sind seitlich gestellt, also

noch nicht wie bei den meisten anderen Odontoceten nach unten verschoben. Der Neuralkanal ist weit und höher als breit. Am oberen Rande der Gelenkflächen findet sich jederseits eine Einkerbung für den ersten Halsnerven, die aber auch zum geschlossenen Kanal werden kann. Der Neuralbogen liegt fast wagerecht und ist ziemlich flach; ein Dornfortsatz ist nur gering entwickelt oder fehlt ganz. Der untere Bogen ist breit und stark und trägt am hinteren oberen Rande eine gut entwickelte Gelenkfläche für den Zahn des Epistropheus. Im Anschluß an

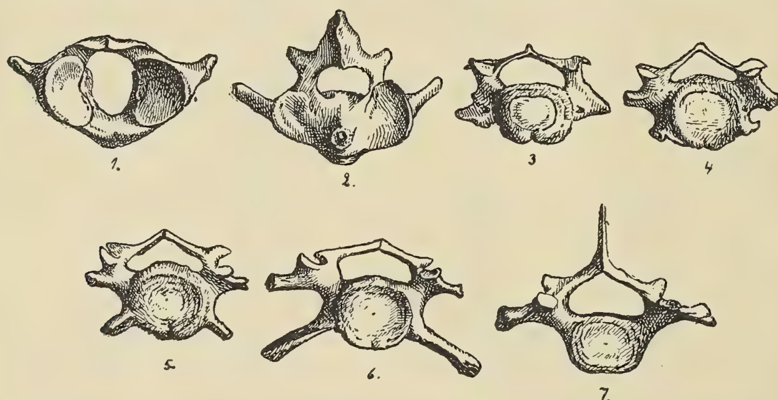


Fig. 18. Platanista gangetica Lebeck nach Gervais. Die 7 Halswirbel von vorn gesehen.

diese Gelenkfläche erstreckt sich ein Fortsatz nach hinten unter den Epistropheus, mit diesem artikulierend. Die Processus transversi des Atlas sitzen hoch an, sind stark und nach außen und hinten gerichtet; bei dem von Gervais (7) abgebildeten Exemplare zeigen sie außerdem eine Biegung nach oben; sie sind den oberen Querfortsätzen der folgenden Wirbel homolog. Die hinteren Gelenkflächen sind unsymmetrisch, da die linke bedeutend größer als die rechte ist, eine Eigentümlichkeit, die sich stets zu finden scheint.

Entsprechend sind die vorderen Gelenkflächen des Epistropheus gebaut. Zwischen ihnen erhebt sich der gut entwickelte kegelförmige Zahn, der an seiner Unterseite eine große Gelenkfläche trägt; sein unterer Rand steht in gelenkiger Verbindung mit dem oben erwähnten hinteren Fortsatze des Atlas. Die seitlichen Gelenkflächen gehen aber nicht in die des Zahnes über, so daß nach Anderson die seitliche Bewegung des Kopfes nicht groß sein kann. Der Neuralkanal ist breiter als hoch und der Neural-

bogen breit und etwas nach hinten gerichtet; sein Dornfortsatz ist hoch, oft gegabelt und trägt eine Crista, die vorn in einen Fortsatz endigt. Von den Querfortsätzen sind nur die oberen beim Epistropheus vorhanden; sie sind sehr groß und nach außen und hinten gerichtet.

Die folgenden Wirbel sind verhältnismäßig kurz (die 3. V. c. ist die kürzeste) und artikulieren miteinander durch Zygapophysen, die an der Basis der Neuralbögen sitzen und oft unsymmetrisch sind. Dornfortsätze fehlen bei der 3.—6. V. c. oder sind sehr kurz. Der Neuralkanal ist bei ihnen weit, aber flach, seine Breite ist bei den Wirbeln 3—6 ungefähr doppelt so groß wie seine Höhe. Der Processus transversus der 3. V. c. sitzt breit an, ist von vorn nach hinten zusammengedrückt und lehnt sich an den des Epistropheus an. Von seinem unteren Rande entspringt ein nach vorn verlaufender kurzer Fortsatz. Er zeigt oft eine Durchbohrung für die Wirbelarterie, entspricht also dem oberen und dem unteren Querfortsatze, ist aus ihrer Verschmelzung hervorgegangen. Beim 4. Halswirbel treten deutliche untere Processus transversi auf; sie sind kurz und spitz, nach außen und vorn gerichtet. Der linke ist meist kleiner als der rechte. Die oberen Processus transversi sind nicht so kurz, an der Spitze gegabelt und nach außen und hinten gewandt. Bei der 5. und 6. V. c. werden die oberen und unteren Querfortsätze länger. Die oberen sind bei der 5. V. c. wieder gegabelt, bei der 6. V. c. stabförmig, mit dünnem Ende und nach außen und vorn gerichtet. Die unteren sind bei der 5. V. c. nur wenig länger, als bei der 4. V. c., erreichen aber bei der 6. V. c. das Maximum der Länge, wo sie länger als die oberen sind und nach außen, unten und vorn verlaufen; häufig biegt sich ihr Ende wieder nach oben. Der 7. Halswirbel zeichnet sich durch seinen langen, sichelförmigen Dornfortsatz und kräftig entwickelte obere Querfortsätze aus, die nach außen, hinten und etwas nach unten gerichtet sind; an seinem unteren äußeren Rande findet sich jederseits eine unregelmäßige rauhe Gelenkfläche für das Köpfchen der 1. Rippe. Der Neuralkanal dieses Wirbels ist höher, als die der vorhergehenden, und von dreiseitiger Gestalt; sein Körper ist länger, als der der 6. V. c.

β) Iniinae.

Inia geoffrensis (d'Orbigny). Eine sehr eingehende Beschreibung liefert Flower (35) von einem jüngeren Exemplare von etwas über 1 1/2 m Länge. (Die Art erreicht ca. 3 m Länge.)

Alle Epiphysen vom Epistropheus bis zum 10. Schwanzwirbel waren noch unverschmolzen. Die Wirbelformel war C 7, D 13, L + Ca 21 = 41, d. i. die geringste Wirbelanzahl, die bei einem Wale vorkommt. Die ganze Wirbelsäule maß, wenn sich die Wirbelkörper berührten, also ohne Ligamenta intervertebralia 0,985 m. Alle Halswirbel (Fig. 19) sind getrennt, und zwar auch im Alter; sie waren bei diesem Exemplar 84 mm lang, d. h. $^{85}/_{1000}$ = ca. $^{1}/_{12}$ der ganzen Wirbelsäule (aber ohne Lig. intervert.) oder = $^{1}/_{18}$ der ganzen Körperlänge, zeigen also auch bei dieser Art eine sehr geringe Verkürzung.

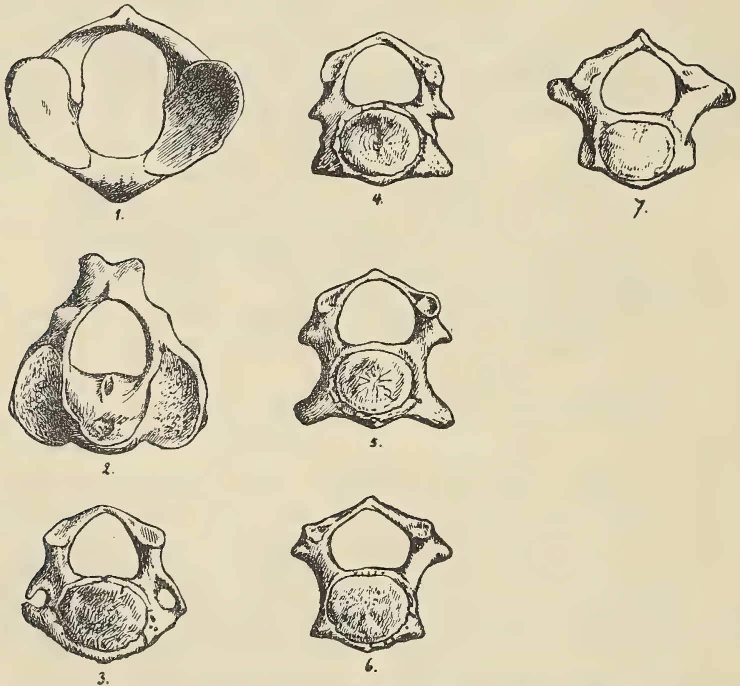


Fig. 19. Inia geoffrensis (D'ORBIGNY) nach FLOWER. Die 7 Halswirbel von vorn gesehen. $^{2}/_{5}$.

Der Atlas ist im Verhältnis zur geringen Größe des Tieres sehr lang und ähnelt dem von Platanista, nur ist er höher als jener. Sein Neuralbogen ist stark und trägt als Dornfortsatz eine kleine Längscrista. Für den ersten Halsnerven findet sich nur eine ziemlich seichte Grube. Die vorderen Gelenkflächen sind groß und voneinander getrennt. Ihre größten Durchmesser liegen schräger zueinander als bei Platanista. Jederseits, zwischen den vorderen und hinteren Gelenkflächen, finden sich zwei runde Her-

vorragungen als Reste des oberen und unteren Querfortsatzes. Der Atlas entsendet auch bei dieser Art, wie bei allen anderen Zahnwalen, die einen freien Atlas haben, vom hinteren Ende seines unteren Bogens einen starken Fortsatz nach hinten, der mit der unteren vorderen Fläche des Epistropheus artikuliert; er ist an der Spitze gegabelt und bedeutend stärker entwickelt, als bei dem von Flower zum Vergleich herangezogenen, allerdings jüngeren Exemplare von Platanista.

Der Epistropheus hat einen massiven Körper. Sein Neuralbogen ist hoch, sein Dornfortsatz breit und gegabelt. Der Zahn besteht aus einer Hervorragung des unteren Teiles der vorderen Fläche. Er trägt an seiner Unterseite eine Gelenkfläche für den Forsatz des Atlas und geht seitlich in die beiden großen Gelenkflächen über, was auf eine ziemlich freie Bewegung zwischen den beiden ersten Wirbeln hindeutet. Die hinteren Zygapophysen des Epistropheus ragen weniger weit hervor, als bei Platanista, und ihre Gelenkflächen sind mehr nach hinten und unten gerichtet. Von den Querfortsätzen des 2. Wirbels finden sich nur schwache Rudimente.

Die übrigen Halswirbel sind einander recht ähnlich. Ihre Körper sind höher als bei Platanista und haben einen fast kreisförmigen Umriß; sie nehmen von vorn nach hinten nur wenig an Länge zu (die 4. V. c. ist die kürzeste). Die beiden niedrigen Neuralbögen sind von vorn nach hinten so schmal, daß die zwischen ihnen liegenden Zwischenräume so breit sind wie die Bögen. Die Dornfortsätze fehlen oder sind nur noch ganz rudimentär vorhanden; der höchste, d. h. der der 7. V. c. hat nur eine Höhe von 5 mm. Obere und untere Querfortsätze treten bei der 3.—6. V. c. auf; sie sind sehr kurz und bilden nur beim 3. Halswirbel für die Vertebralarterien Ringe, von denen aber nur der linke vollständig ist; die oberen Fortsätze entspringen vom Bogen, die unteren von der unteren äußeren Kante des Körpers. Bei der 4. V. c. entspringt zwischen den beiden Querfortsätzen, die ziemlich gleich kurz sind, vom Wirbelkörper eine kleine Erhebung. Bei der 5. V. c. trennen sich die Spitzen der Fortsätze noch mehr, die unteren sind länger und stärker und verlaufen etwas nach unten; sie haben eine Länge von 13 mm, sind aber noch unvollkommen verknöchert, da ihre Spitzen knorpelig endigen. Die Länge dieser Fortsätze gerade beim 5. Wirbel ist sehr charakteristisch für die Halswirbelsäule von Inia. Denn bei den meisten Säugetieren sind sie am 5. Wirbel recht kurz und erreichen ihre

größte Länge bei der 6. V. c. Flower erwähnt hierbei noch, daß Halicore in dieser Eigentümlichkeit, wie auch in anderen, mit Inia übereinstimmt, eine interessante Konvergenzerscheinung. Die unteren Processus transversi des 6. Wirbels sind ganz kurz, sogar kürzer als die oberen. Die oberen Querfortsätze rücken vom 3. Wirbel ab bei jedem folgenden immer höher am Neuralbogen hinauf. Bei der 7. V. c. ist der obere Fortsatz stark und lang, der untere ganz rudimentär. Die Laminae dieses Wirbels sind breiter als bei den vorhergehenden; seine hintere Körperfläche ist seitlich etwas verbreitert.

Pontoporia blainvillii (Freminville). Diese im La Plata lebende Art kann eine Länge von 1,20 m erreichen. Die Wirbelformel ist nach Burmeister (13) C 7, D 10, L 7, Ca 18 = 42. Die 7 Halswirbel sind völlig frei; bei dem von Burmeister beschriebenen jüngeren Exemplare von 0,762 m Länge hatten sie eine Länge von 47 mm, d. h. ca. $^{1}/_{16}$ der ganzen Körperlänge. Die Halswirbelsäule dieser Art ist also unter allen Cetaceen die längste; man muß hierbei allerdings bedenken, daß wir es mit einem jungen Tiere zu tun haben, daß also beim erwachsenen die Verkürzung wohl etwas größer sein wird.

Die Längen der einzelnen Wirbel dieses Exemplares sind:

	Atlas	Epistr.	3.	4.	5.	6.	7. V. c.
Größte Länge	11	11	5	5	5	5	5 mm

Atlas und Epistropheus sind also weitaus die längsten Wirbel; die Maße der anderen zeigen kein Ansteigen nach hinten zu. Die vorderen Gelenkflächen des Atlas stehen noch etwas schräger, als bei Inia. Die Dornfortsätze sind ebenso schlecht entwickelt wie bei Inia und Platanista; nur der des Epistropheus ist größer und nach hinten gebogen. Die Processus transversi sind beim Epistropheus sehr breit und dick; bei der 3. V. c. ist der obere relativ lang, bei der 4. V. c. etwas kürzer und bei der 5. V. c. am kürzesten. Der untere Processus transversus findet sich bei den Wirbeln 4, 5, 6 und 7 als kurzes, dickes Tuberkulum; bei der 7. V. c. artikuliert das Capitulum der 1. Rippe mit dem Körper.

γ) Fossile Platanistidae.

Bedeutend verbreiteter und formenreicher waren die Platanistiden im Tertiär; die rezenten sind nur kümmerliche Reste. Diese fossilen Gattungen haben, soweit man sie kennt, alle freie und fast unverkürzte Halswirbel besessen. Hierher gehören z. B.

Cyrtodelphis ABEL, Acrodelphis ABEL aus dem Miocän, die der rezenten Inia am nächsten stehen (1); Eurhinodelphis DU BUS, Heterodelphis BRANDT (Epistropheus mit stark entwickeltem Dens), Zarhachis COPE und viele andere, von denen nur wenige Teile bekannt sind. Von Champsodelphis (DE LÉOGNAN) (= Acrodelphis ABEL) bilden VAN BENEDEN und GERVAIS eine 6. oder 7. V. c. ab, die sehr lange obere und untere Querfortsätze hat. Nach BRONN (11) waren alle Halswirbel frei. Genauer kennt man den Pachyacanthus BRANDT (7), bei dem ebenfalls alle Halswirbel frei sind. Der Atlas zeigt Aehnlichkeit mit dem von Inia; er hat ebenfalls einen nach hinten verlaufenden Fortsatz, der mit dem Epistropheus artikuliert.

Auch Priscodelphinus grandaevus LEIDY ist ziemlich genau bekannt; die ganze Halswirbelsäule ist erhalten (Fig. 20). Die Wirbel sind alle frei und unverkürzt. Der Atlas trägt 2 für die Hinterhauptscondylen bestimmte Gelenkflächen, die noch seitlich des Rückenmarkskanales liegen. Besonders auffallend ist der sehr lange, wohlausgebildete Zahn des Epistropheus. Die Querfortsätze der Halswirbel sind, soweit sie vorhanden, etwas nach hinten gerichtet; es treten obere und untere auf, und es kommt bei einigen Wirbeln durch Verschmelzung der Spitzen der Fortsätze zur Ringbildung.

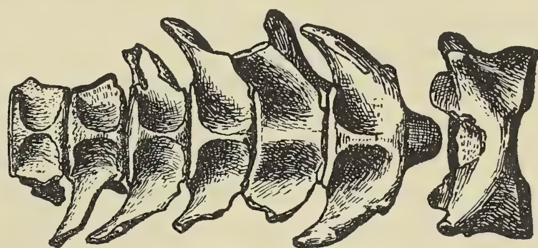


Fig. 20. Priscodelphinus grandaevus LEIDY nach COPE. Halswirbel von unten. $^4/_{15}$.

c) Squalodontidae.

Wahrscheinlich gehören in die nähere Verwandtschaft der Platanistiden auch die Squalodontiden des Miocäns.

Zu Squalodon grateloupi (DE LÉOGNAN) rechnen VAN BENEDEN und GERVAIS einen von ihnen abgebildeten Atlas, den einzigen Halswirbel, den man von dieser Gattung kennt (Fig. 21). Er zeigt keine Spur einer Verschmelzung mit dem Epistropheus. Vorn trägt er 2 ziemlich lange, tiefe Gelenkflächen für die Hinter-

hauptscondylen; hinten gehen die für den Epistropheus bestimmten gut entwickelten Gelenkflächen unten ineinander über, es hat also wohl eine ziemlich ausgedehnte Drehbewegung stattgefunden. Der Neuralbogen liegt fast horizontal, ist wenig gewölbt und trägt keinen eigentlichen Dornfortsatz. Die Processus transversi sind breit und sehr kurz. Da der Atlas also frei und wenig umgebildet ist, kann man annehmen, daß alle Halswirbel von Squalodon frei und wenig verkürzt waren, daß der Hals eine verhältnismäßig große Beweglichkeit hatte.

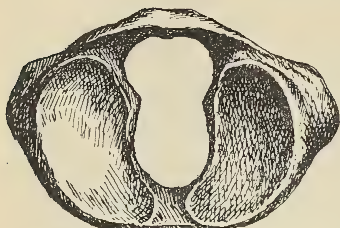


Fig. 21. Squalodon grateloupi nach GERVAIS. Atlas von vorn. $^4/_{15}$.

d) Zeuglodontidae.

Daß die Zeuglodonten des Eocäns in die Vorfahrenreihe der Zahnwale gehören, wurde von einigen Autoren, z. B. THOMPSON (104), stark bezweifelt. Letzterer ist der Ansicht, daß sie viel eher in die Verwandtschaft der Pinnipedier zu stellen seien. Doch WEBER (116) und DAMES (24) haben in ihren Arbeiten nachgewiesen, daß keinerlei direkte Beziehungen zu den Pinnipediern bestehen, daß es sich nur um gewisse Konvergenzerscheinungen handelt. Man kann nur eine Verwandtschaft mit den Zahnwalen annehmen, wie es auch ABEL (1) und STROMER V. REICHENBACH (99) tun. Die Zeuglodonten stehen wohl den Squalodonten am nächsten. Reste ihrer Halswirbelsäule sind nicht zahlreich. Die Halswirbel waren unverschmolzen und wenig verkürzt. Der Atlas hat breite Querfortsätze, die von einem Foramen transversarium durchbohrt werden; sie sind von vorn nach hinten abgeplattet. Die nach hinten gerichteten Gelenkflächen sind etwas schräg gestellt, die für die Hinterhauptscondylen bestimmten weit voneinander getrennt und stehen senkrecht zu beiden Seiten des Rückenmarkskanals, haben also noch nicht die für die rezenten Cetaceen charakteristische Schrägstellung.

Bei den amerikanischen Formen besitzt der Atlas nach J. MÜLLER und LUCAS eine starke Hypapophyse. Der von DAMES (24) abgebildete Epistropheus hat einen kurzen gedrungenen Körper, dessen Länge (inkl. Zahnfortsatz) 95 mm beträgt. Der Zahn ist stumpf und kurz, 49 mm lang und hat seitlich fast nur nach vorn gerichtete Gelenkflächen. STROMER ist nun der Ansicht, daß der

Zahnfortsatz dieses Exemplares nur durch Abreiben so kurz geworden sei. Die von ihm entdeckten 2 ägyptischen Stücke zeigen nämlich einen längeren Zahn, der ähnlich wie bei den Wiederkäuern breit und etwas rinnenförmig ist. Der Neuralbogen dieses Wirbels ist hoch gewölbt, der Neuralkanal etwa so breit wie hoch. Die hinteren Zygapophysen haben flache Facetten, die nach unten-außen-hinten gerichtet sind. Der Dornfortsatz ist lang, während er bei den beiden benachbarten Wirbeln, dem Atlas und der 3. V. c. fehlt. Die Querfortsätze sind von einem Foramen transversarium durchbohrt. Bei den folgenden Wirbeln 3 und 4 finden sich ebenfalls normal entwickelte Zygapophysen und durchbohrte Querfortsätze. Processus spinosi können vorhanden sein, sind aber dann sehr klein. Die von Dames beschriebene 3. V. c. ist vorn 70 mm hoch und 80 mm breit; der Körper wird nach hinten dicker; seine Länge ist 35 mm. Stromer gibt von den am besten erhaltenen Wirbeln folgende Maße:

	Körper			Can. vertebr.	
	Länge basal	Breite vorn	Dicke vorn	Höhe vorn	Breite vorn
Epistropheus (+ Zahn)	25 (+ 16)	—	—	17	19 mm
3. V. c.	13,5	35	—	—	—
4. " "	12,5	35	—	—	—

Die Bewegung des Halses war nach Stromer gering, aber größer, als bei allen rezenten Walen und selbst bei Manatus und Halicore (die beide kürzere Wirbel als Zeuglodon haben), was aus der Bildung der Zygapophysen hervorgeht. Am größten war sie zwischen Kopf und Atlas, und Atlas und Epistropheus: „Zeuglodon konnte in den Atlanto-occipital-Gelenken Nickbewegungen und in den Atlanto-epistropheal-Gelenken Drehbewegungen des Schädels etwa wie Wiederkäuer ausführen."

e) Delphinapteridae.

Monodon monoceros L., der Narwal. Die Wirbelformel dieser bis 6 m langen Art ist nach True (106) C 7, D 11, L 6, Ca 26 = 50, nach Lilljeborg (66) C 7, D 11, L 9, Ca 25 = 53. Die Halswirbel sind normal alle frei, doch kommen auch Verschmelzungen der vorderen vor (114). Dadurch hat der Hals eine relativ große Beweglichkeit, welche, wie Duvernoy meint, für das Tier erforderlich ist, um seinen Stoßzahn unbehindert ge-

brauchen zu können. Die Halswirbel sind verkürzt, und zwar besonders die mittleren, der 3., 4. und 5.

Der Atlas hat einen einfachen, ziemlich kurzen Dornfortsatz. Die für die Hinterhauptscondylen bestimmten Gelenkflächen sind groß, ebenso die dem Epistropheus zugewandten. Am hinteren unteren Ende des unteren Bogens entspringt ein Fortsatz, der sich unter den Epistropheus legt, mit diesem artikulierend, eine Einrichtung, wie wir sie besonders bei den Platanistiden kennen gelernt haben.

Der Epistropheus, dessen Körper sich von hinten nach vorn hinabsenkt, hat große eiförmige Gelenkflächen für den Atlas. Sein Körper zeigt einen sehr kurzen rudimentären Zahnfortsatz und von diesem ausgehend eine sich nach unten und hinten erstreckende Gelenkfläche für den hinteren Fortsatz des Atlas. Hinter dieser Fläche liegt an der Unterseite eine mediane Carina.

Zygapophysen finden sich beim Epistropheus (hinten) und bei allen folgenden Wirbeln. Die Processus transversi sind außer bei der 7. V. c. ziemlich kurz; bei den Wirbeln 3—6 treten obere und untere auf, die die Tendenz haben, sich mit den Spitzen einander zu nähern, doch scheint es nie zur Ringbildung zu kommen. Der letzte Halswirbel zeigt jederseits eine Gelenkfläche für das Köpfchen der 1. Rippe; seine oberen Processus transversi sind länger, als die der vorhergehenden. Die Dornfortsätze sind bei den hinteren Halswirbeln sehr klein; der des Epistropheus dagegen ist groß und stark nach hinten gebogen.

Die Länge der Wirbelkörper ist beim Atlas und Epistropheus ziemlich groß, bei der 3. und 4. V. c. recht gering, nimmt aber bei jeder folgenden, besonders bei der 7. V. c. zu.

Delphinapterus leucas (Pallas), der Weißwal. Diese Art erreicht eine Länge von 5 m. Ihre Wirbelformel ist C 7, D 11—12, L 10, Ca 22 = 50—51. Die Halswirbel sind alle frei; der Hals zeigt äußerlich eine schwache Einsenkung, was sonst bei den Cetaceen nur im embryonalen Zustande vorkommt. Die Wirbel sind etwas dicker (länger), als bei Monodon monoceros, aber sonst ungefähr von derselben Gestalt. Die für den Zahn bestimmte Gelenkfläche des Atlas ist elliptisch. Die vorderen Gelenkflächen des Epistropheus sind eiförmig; sein Dornfortsatz ist stärker, als bei Monodon, sein Zahn etwas länger, die Carina an der Basis des Körpers nicht so stark hervorspringend. Die oberen und unteren Processus transversi des 3. und 4. Halswirbels zeigen das Bestreben, sich mit ihren Spitzen zu nähern, einen Ring zu

bilden, der aber, wie es scheint, nie zu stande kommt. Die Querfortsätze der 5. und 6. V. c. sind kurz und dick, und bei der 7. V. c. finden wir wieder Gelenkflächen für das Rippenköpfchen.

f) Delphinidae.

α) Phocaeninae.

Phocaena communis Lesson. Die Wirbelformel dieser bis 2 m Länge erreichenden Art ist nach True (106) C 7, D 12—13, L + Ca 44—47 = 64—67; Beddard (5) gibt 68 an. Die Halswirbel sind stark verkürzt, und der 1.—6. miteinander außerordentlich innig verschmolzen; die Grenzen der einzelnen Wirbel kann man nur an den Zwischenwirbellöchern erkennen. Atlas und Epistropheus haben zusammen ein größeres Volumen, als die Summe der 5 anderen Halswirbel. Nach Lilljeborg sind zwischen den Wirbeln 3, 4, 5 und 6 die Verschmelzungsnähte noch zu erkennen, während die Naht zwischen Atlas und Epistropheus völlig verschwunden ist, was darauf schließen läßt, daß die Verschmelzung mit diesen Wirbeln begonnen hat.

Die miteinander vereinigten Neuralbögen des Atlas und des Epistropheus legen sich nach hinten über die folgenden Wirbel und tragen einen langen Dornfortsatz, der oft gegabelt ist; in diese Gabel reichte bei dem von Gervais (7) beschriebenen Exemplare der Dornfortsatz des 6. Wirbels mit seiner Spitze hinein. Die Neuralbögen der 3., 4. und 5. V. c. sind nicht so fest miteinander verschmolzen, wie die Körper; sie sehen aus: „comme resserrées dans cet interval“.

Atlas und Epistropheus haben gemeinsame sehr lange und starke Querfortsätze, während die übrigen in die Verschmelzung mithineingezogenen Wirbel diese Fortsätze fast ganz entbehren. Die freie 7. V. c. hat einen etwas längeren Körper, als die vorhergehenden Wirbel; ihre oberen Querfortsätze sind aber auch nicht viel größer. Am Körper trägt sie jederseits eine Gelenkfläche für das Köpfchen der 1. Rippe. Ein Zahnfortsatz fehlt dem Epistropheus.

Bei Embryonen bilden schon vor Beginn der Verknöcherung die Körper der ersten 6 Halswirbel eine solide Masse, während die 7. V. c. völlig frei ist. Ebenso sind in diesem Stadium schon die Dornfortsätze und Neuralbögen der ersten 2 Wirbel miteinander verwachsen (7). Der Atlas besteht dann aus 3 Stücken: „l'une inférieure, en forme d'arc, et deux supérieures, qui sont

ses apophyses épineuses". Die Querfortsätze sind noch nicht vorhanden. Dieser untere Bogen des Atlas ist schon zum Teil mit dem Körper des Epistropheus verschmolzen und ebenso die beiden oberen Stücke mit dem oberen Teile des Neuralbogens dieses Wirbels, während die unteren Teile des Bogens des Epistropheus frei bleiben. Der Zahnfortsatz hat keinen eigenen Knochenkern, was doch sonst bei den Säugetieren der Fall zu sein pflegt. Unterhalb des Atlas tritt ferner ein eigentümlicher Knochenkern, auf, welcher von Gervais (7) mit den „sésamoïdes hypapophysaires qui existent sous les vertèbres lombaires de certains Mammifères insectivores" verglichen wird. Dieser Knochenkern scheint in dem unteren Bogen des Atlas aufzugehen.

Rapp (83) erwähnt einen Foetus, bei dem die Wirbel vor der Verknöcherung getrennt waren; die Verschmelzung aber geschehe, indem ein allen Wirbelkörpern gemeinsames Verknöcherungszentrum auftrete.

Die Muskulatur des Halses haben Rapp (83) und Stannius (95) untersucht. Vom Hinterhaupt gehen, ohne sich mit Halswirbeln zu verbinden, folgende Muskeln aus: M. sternomastoideus; er entspringt am Hinterhauptsbein und geht bis zur Vorderkante des Brustbeines. Der M. occipito-humeralis (cleido-mastoideus) geht vom Processus mastoideus zum Tuberculum des Humerus. Der M. splenius capitis geht bis zu den Dornfortsätzen der ersten Rückenwirbel. Der M. scalenus anticus erstreckt sich bis zur 1. Rippe, an deren vorderem konkaven Rande er sich befestigt.

Mit einzelnen Halswirbeln treten in Verbindung:

der M. levator anguli scapulae; er entspringt sehnig vom Processus transversus des Atlas und heftet sich am vorderen Winkel des Schulterblattes an;

der M. scalenus posticus entspringt ebenfalls am Processus transversus des Atlas und befestigt sich an den vordersten Rippen;

der M. transversarius superior beginnt am letzten Schwanzwirbel und spaltet sich vorn in zwei Teile, von denen der äußere an der 1. Rippe endet, während der innere dickere sich am Neuralbogen des Atlas, von dem er neue Fascikel empfängt, ansetzt und so verstärkt sich am Processus mastoideus des Hinterhauptsbeines inseriert.

Der M. longissimus dorsi verläuft vom letzten Schwanzwirbel bis zum Occiput und gibt Fascikel an die Mitte des oberen Bogens des Atlas ab.

der M. sacrolumbalis entspringt von der sehnigen Oberfläche des letzteren in der Gegend des 18. Lendenwirbels, befestigt sich mit einem starken Kopfe an einem Höcker des Neuralbogens des Atlas und geht dann in zwei starken Sehnen an das Hinterhauptsbein.

Der M. spinalis dorsi ist schwach: „Vom Processus spinosus des 11. Rückenwirbels entspringen Sehnen, welche längs der Dornfortsätze der vorderen Wirbel verlaufen, und von ihnen gehen Muskelfasern ab, welche sich an den Spitzen aller weiter nach vorn gelegenen Dornfortsätze befestigen. Diese Muskelmasse endet vorn am Atlas. In der Tiefe verschmilzt sie mit dem M. multifidus spinae“ (95).

Dieser letztere ist ein „System kleiner, in inniger Verbindung stehender Muskeln“; er entspringt sehnig von den Querfortsätzen der Rückenwirbel, läuft an den Wurzeln der Dornfortsätze entlang und befestigt sich mit seinem Vorderende seitlich des Dornfortsatzes des Atlas.

An derselben Stelle heftet sich der von den Seiten der Dornfortsätze der vordersten Rückenwirbel ausgehende M. semispinalis + rectus capitis posticus an; er wird hier durch neue Bündel verstärkt und setzt sich dann an die Linea semicircularis inferior des Occipitale an.

Der M. rectus capitis anticus major, der unterhalb des M. scalenus anticus vom Hinterhaupt entspringt und sich in der Rückenregion mit dem M. longus colli verbindet, entsendet einige Fascikel an den unteren Bogen des Atlas.

Der M. rectus capitis anticus minor entspringt fast an gleicher Stelle des Schädels und befestigt sich am ganzen unteren Rande des Atlaskörpers und zum Teil noch an den Querfortsätzen.

Der M. longus colli entspringt an der Unterseite der Körper der ersten 3 Rückenwirbel und befestigt sich an den „kleinen Fortsätzen, welche sich an der Bauchseite der hinteren Halswirbel finden und an dem Knorren, der neben der Mitte der unteren Fläche des Atlas paarig vorhanden ist“.

Bei weitem am meisten von den Halswirbeln tritt also der Atlas mit der Muskulatur in Verbindung.

Phocaena spinnipinnis Burm. Das Skelett dieser Art ist nicht bekannt, doch wird es sich nach True (106) wahrscheinlich beträchtlich von dem von Ph. communis unterscheiden.

Phocaena dallii True zeichnet sich durch die sehr große Anzahl seiner Wirbel aus. Die Wirbelformel ist C 7, D 14—15, L 27, Ca 49 = 97 — 98. Die Halswirbel sind nach True (106) alle miteinander verschmolzen.

Neomeris phocaenoides (Cuvier). Länge bis 1,30 m. Die Wirbelformel ist nach True (106) C 7, D 13, L + Ca 43 = 63. Von den Halswirbeln sind nur Atlas und Epistropheus verschmolzen. Die Processus transversi des Atlas sind kleiner, als bei Phocaena. Obere Querfortsätze sind bei allen Halswirbeln vorhanden, bei der 6. V. c. sind sie sehr kurz, bei der 7. V. c. länger, mit einer Gelenkfläche an der Spitze, an der eine kurze rudimentäre Halsrippe ansitzt. Untere Querfortsätze fehlen ganz.

β) Delphininae.

Globiocephalus melas (Traill.) erreicht eine Länge von 6 m. Seine Wirbelformel ist C 7, D 11, L 13—14, Ca 27—29 = 58—60. Von den Halswirbeln (Fig. 22) sind meist die ersten 5,

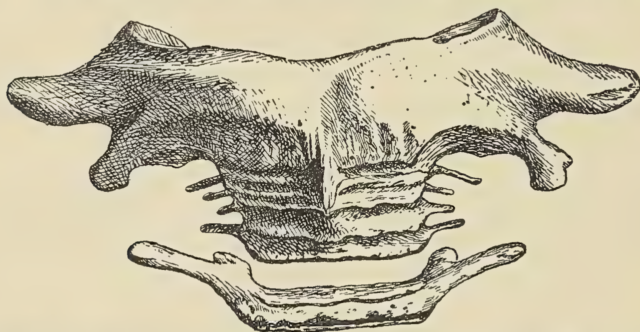


Fig. 22. Globiocephalus melas (Traill.) nach Gervais. Halswirbel von oben. $^4/_{15}$.

öfters aber auch mehr miteinander verschmolzen. Nach Gervais (7) ist die Verschmelzung der Körper oft von der 4. V. c. an eine immer lockerere, so daß schließlich z. B. die 6. V. c. mit dem Körper völlig frei ist, während ihr Dornfortsatz mit den vorhergehenden verwächst. Mit zunehmendem Alter nimmt meist auch die Zahl der in die Verschmelzung einbezogenen Wirbel zu, so daß bei ganz alten Tieren alle 7 verwachsen sind, doch kommt es nach Reinhardt (86) auch vor, daß selbst bei sehr großen und sehr alten Tieren nur die 1.—4. V. c. verschmelzen.

Atlas und Epistropheus haben mächtig entwickelte Processus transversi; der des Epistropheus ist meist nur wenig kürzer, aber

schwächer. Auch die 7. V. c. hat jederseits einen langen oberen Querfortsatz, der stark nach vorn gekrümmt ist; die der dazwischen liegenden Wirbel sind kurz. Die Processus transversi inferiores fehlen meist ganz. Die 7. V. c. hat eine Gelenkfläche für das Köpfchen der 1. Rippe.

Ueber die Muskeln des Halses berichten Macalister (69) und Murie (76). Es treten so ziemlich dieselben auf, wie bei Phocaena. An die Halswirbel selbst setzen sich an:

Der M. levator anguli scapulae geht vom Processus transversus des Atlas zum vorderen Winkel des Schulterblattes. Ebenfalls an den Querfortsatz heftet sich der M. trachelomastoideus an, der sich nach der Außenseite des Hinterhauptes erstreckt. Vom M. sacrolumbalis geht der vordere Teil (M. cervicalis ascendens) vom Schädel bis zu den oberen Querfortsätzen der vordersten Halswirbel, sich besonders an den des Atlas anheftend. Der M. rectus capitis posticus erstreckt sich vom Foramen magnum bis zum Hinterrande des Neuralbogens des Atlas und noch weiter bis zu dem des Epistropheus. Der M. obliquus superior entspringt seitlich am Atlas und geht bis zum Exoccipitale. Der M. scalenus anticus erstreckt sich von der 1. Rippe bis zu den Querfortsätzen der vordersten Halswirbel. M. scalenus medius und M. scalenus posticus sind verschmolzen(69) und verbinden die beiden ersten Rippen mit den Quer- und Dornfortsätzen der vordersten Wirbel. M. rectus capitis anticus major und minor gehen vom Basioccipitale zur Unterseite des Atlas und des Epistropheus und zum Teil noch bis zu den folgenden Wirbeln. Der kurze Longus colli beginnt am Körper des Epistropheus und erstreckt sich, die übrigen Halswirbel bedeckend, nach hinten. Der M. multifidus spinae und die M. rotatores spinae sind klein und verbinden, am Atlas beginnend, die Dornfortsätze.

Vergleichen wir die Anordnung der Muskeln bei Phocaena und Globiocephalus, so fällt es auf, daß bei letzterem die meisten Muskeln sich an Atlas und Epistropheus anheften, während bei Phocaena fast nur der stark vergrößerte Atlas mit Muskeln in unmittelbarer Verbindung steht. Entsprechend der geringeren Verkürzung und der etwas gleichmäßigeren Entwickelung der einzelnen Halswirbel sind bei Globiocephalus also auch die Muskeln weniger ungleichmäßig verteilt.

Globiocephalus brachypterus Cope. Die Wirbelformel ist nach True (106) C 7, D 11, L 11, Ca 28 = 57. Die

Halswirbel sind nach COPE (18, 19) alle verschmolzen. Alle oberen und unteren Querfortsätze fehlen mit Ausnahme der oberen der 7. V. c.

Globiocephalus scammoni COPE ist nur nach der Beschreibung des Autors bekannt. Ueber die Halswirbel wird nichts erwähnt.

Die übrigen bei den Autoren aufgeführten Arten sind noch sehr wenig bekannt und manche von ihnen wohl mit einer der bekannteren identisch.

Grampus griseus (CUVIER), Länge bis ca. 3,5 m. Die Wirbelformel ist C 7, D 12, L 19, Ca 30 = 68. Von den Halswirbeln (Fig. 23) sind 1—6 verschmolzen, und zwar Atlas und Epistropheus besonders fest. Die 7. V. c. ist meist frei, kann aber bei alten Tieren mit ihrem Dornfortsatze ebenfalls verwachsen. Nach VAN BENEDEN und GERVAIS (7) sind bereits beim Foetus die Wirbel 1—6 verschmolzen, während FLOWER (38) ein sehr junges Exemplar erwähnt, bei dem der Atlas mit dem Epistropheus einerseits und der 4. mit dem 5. Wirbel andererseits verschmolzen, die übrigen aber frei waren.



Fig. 23. Grampus griseus (CUV.) nach FLOWER. Halswirbelsäule von der Seite. $^2/_5$.

Sehr eingehend beschreibt FLOWER ein 3,20 m langes, völlig erwachsenes Weibchen. Bei ihm waren alle 7 Halswirbel mit Neuralbögen und Dornfortsätzen verschmolzen, aber nur die 1. bis 5. V. c. vollständig mit den Körpern, während der Körper der 7. V. c. gänzlich frei und der der 6. V. c. nur unvollkommen mit dem vorhergehenden verbunden war. Die Dornfortsätze aller 7 bilden eine einzige Masse, die vorn abgeplattet und hinten seitlich zusammengedrückt ist. Die Grenzen der einzelnen Elemente, aus denen dieser Dorn zusammengesetzt ist, sind sehr undeutlich. Die Seitenteile der Neuralbögen, die durch die Foramina für die Halsnerven voneinander getrennt werden, sind sehr dünn, mit Ausnahme des ersten und des letzten: „scarcely thicker than pieces of card-board.“ Oberhalb der vorderen Gelenkflächen des Atlas findet sich kein Foramen für den Durchtritt des Nervus suboccipitalis, sondern nur eine seichte Grube. Der Processus transversus des Atlas ist stark, fast gerade nach außen gerichtet

und etwas von oben nach unten abgeplattet; der des Epistropheus bildet ein kleines, aber markiertes Tuberkulum, das etwas hinter der Mitte des Processus transversus des Atlas hervorragt. Die Querfortsätze der 4 folgenden Wirbel sind nur kleine dreiseitige Vorsprünge, die von den Fußenden der Neuralbögen ausgehen; der obere Querfortsatz des 7. Halswirbels ist lang und biegt sich nach unten und vorn, so daß sich seine Spitze bis auf 5 mm der des Processus transversus des Epistropheus nähert. An der Seite des Körpers trägt dieser Wirbel eine gut ausgeprägte Gelenkfläche, die das Köpfchen der 1. Rippe aufnimmt. An der Unterseite der Wirbelkörper finden sich geringe rauhe Erhebungen als Reste der unteren Querfortsätze.

Die Dimensionen der Wirbel sind, in Millimeter umgerechnet:

Länge der unteren Fläche der vereinigten Körper	61	mm
Länge der vereinigten Neuralbögen	55	"
Größte Höhe des Atlas (inkl. Processus spinosus)	137	"
Breite der Gelenkflächen des Atlas	120	"
Größte Breite des Atlas (inkl. Processus transversi)	196	"
" " " Epistropheus (inkl. Processus transversi)	135	"
" " der 7. V. c. (inkl. Processus transversi)	132	"
" " des Neuralkanales im Bogen des Atlas	51	"
Höhe des Neuralkanales an derselben Stelle	35	"

Die Länge der Halswirbelsäule ist ca. $^1/_{52}$ der ganzen Körperlänge und $^1/_{43}$ der Länge der Wirbelsäule, also so stark verkürzt, daß man an eine individuelle Ausnahme denken muß. Bei dem von Gervais (7) abgebildeten Tiere sind denn auch die betreffenden Zahlen $^1/_{45}$ und $^1/_{37}$, also beträchtlich kleiner.

Bei dem bereits oben erwähnten, von Flower außerdem beschriebenen jungen Weibchen waren nur die Körper von Atlas und Epistropheus fest miteinander verschmolzen. Alle folgenden sind dünne Platten, die meist voneinander getrennt sind. Nur zwischen der 4. und 5. V. c. findet eine geringe Verwachsung in der Mitte der Körperscheiben statt. Auch die Neuralbögen sind nur bei Atlas und Epistropheus verschmolzen. Die Dornfortsätze dagegen sind zu zwei Gruppen verwachsen, von denen die erste aus den Dornen der Wirbel 1, 2 und 3, die zweite aus denen der übrigen 4 besteht.

Bei einem von Möbius (72) beschriebenen Weibchen sind die Halswirbel in derselben Weise verschmolzen, wie bei dem von Flower erwähnten Exemplar. Bei einem Männchen dagegen ist die 7. V. c. gänzlich frei.

Pseudorca crassidens (Owen). Die Wirbelformel ist meist C 7, D 10, L 9, Ca 24 = 50. Die Zahl der Wirbel ist also gering. Die Halswirbel sind stark verkürzt, und zwar scheinen im Grade der Verkürzung, ähnlich wie bei Grampus, große Schwankungen vorzukommen; denn von 2 von Reinhardt (86) erwähnten Exemplaren war bei dem einen die Halswirbelsäule $^1/_{39}$, bei dem anderen $^1/_{52}$ der ganzen Körperlänge. Von den Halswirbeln sind meist 1—6, oft aber auch 1—7 mit den Körpern verschmolzen; die Zahl der verwachsenen Neuralbögen und Dornfortsätze ist dieselbe. Bei einem jungen von Reinhardt untersuchten Exemplare waren nur der 1.—5. Halswirbel miteinander verschmolzen, aber bei der 5. V. c. waren noch die hinteren, bei der 6. V. c. beide Epiphysen frei; diese wären wohl alle in höherem Alter noch mitverschmolzen. Bei einem anderen, noch ziemlich jungen Exemplare dagegen waren bereits alle 7 Halswirbel fest vereinigt. Die individuelle Variabilität ist also ziemlich groß.

Ueber die Gestalt der Halswirbel sagt Reinhardt, daß sie denen von Globiocephalus mehr ähneln, als denen von Orca. Es bestünde eigentlich nur der eine Unterschied, daß der Epistropheus bei Pseudorca nur kurze Querfortsätze habe. Desto stärker sind die Processus transversi beim Atlas entwickelt. Bei den Wirbeln 3—6 erscheinen die Processus transversi superiores als dünne, senkrechte knöcherne Platten, von denen die des 3. am größten sind. Auch hier kommen individuelle Verschiedenheiten vor. Die Processus transversi inferiores dieser Wirbel sind nur ganz rudimentär. In der Form des oberen Querfortsatzes des 7. Wirbels zeigt sich wieder eine große Aehnlichkeit mit Globiocephalus. Bei beiden ist dieser Fortsatz sehr lang und nach vorn gerichtet, während er bei Orca gerade so rudimentär ist, wie der der vorhergehenden Wirbel.

An Maßen gibt Reinhardt an:

	Ex. v. Refsnaes	Ex. v. Middefort
Ganze Länge des Skelettes	3,987 m	4,089 m
Länge der 7 Halswirbel	0,103 „	0,079 „
„ „ ersten 6 Wirbel	0,084 „	0,069 „
Breite des Atlas	0,231 „	0,233 „
„ der 1. V. d.	0,167 „	0,161 „

Orca orca (Müller) = O. gladiator Lacépède. Diese Art erreicht nach Lilljeborg (66) eine Länge von über 9 m, nach Kükenthal (65) aber nur von 6 m. Die Wirbelformel ist C 7,

D 11—12, L 10—11, Ca 23—24 = 52—54. Die Zahl der verschmolzenen Halswirbel scheint in der Regel geringer zu sein, als bei den eben beschriebenen Arten (Fig. 24). Mit den Körpern verschmelzen mindestens Atlas und Epistropheus, meist aber die ersten 3 oder 4 Wirbel, in seltenen Fällen jedoch noch mehr, nie aber alle 7. Die Zahl der verschmolzenen Dornen ist meist größer, in der Mehrzahl der Fälle wohl 5—6.



Fig. 24. Orca orca (MÜLLER) nach GERVAIS. Halswirbel von der Seite. $^1/_5$.

Bei einem von REINHARDT erwähnten jungen Exemplare (86) vom Skagerak waren die Wirbel 1—3 mit den Körpern, 1—4 einerseits und 5 und 6 andererseits mit den Dornfortsätzen verschmolzen; hier kann man annehmen, daß im höheren Alter die Dornfortsätze der 6 Wirbel zusammengewachsen wären.

Vielleicht ist diese große Variabilität in der Zahl der verschmolzenen Wirbel eine scheinbare, denn es handelt sich möglicherweise um mehrere Arten. So schreibt ESCHRICHT (29), man könne nicht daran zweifeln „that the genus Orca, inhabiting all the large seas of the globe, must contain more than one species". Er unterscheidet „high-finned killers", bei denen die ersten 3 Wirbel, und „low-finned killers", bei denen nur Atlas und Epistropheus mit den Körpern verschmolzen sind. Die Verwachsung der Dornfortsätze erstreckt sich bei ersteren auf die Wirbel 1—6, bei letzteren auf 1—3 oder 1—4. Außerdem ist der Schwertwal mit hoher Rückenflosse bedeutend größer. Andere Autoren unterscheiden noch eine ganze Anzahl Arten, eine Frage, die nur durch reicheres Material zu entscheiden ist.

In der Form sind die Halswirbel im allgemeinen denen von Grampus, Pseudorca u. s. w. ähnlich. Der Atlas hat sehr starke Querfortsätze, ebenso der Epistropheus. Die der folgenden Wirbel sind klein, auch die der 7. V. c. (wie schon oben erwähnt). Die unteren Querfortsätze, die an den letzten Halswirbeln auftreten, sind bei Orca größer, als bei Pseudorca und Globiocephalus, und haben die Form unregelmäßiger Knoten.

Nach der von GERVAIS (7) gegebenen Abbildung ist die Halswirbelsäule nur $^1/_{23}$ der Länge der Wirbelsäule und $^1/_{27}$ der

ganzen Körperlänge; es werden aber wohl auch stärkere Verkürzungen vorkommen.

Orcella brevirostris Owen. Ueber diese und eine zweite Art (O. fluminalis) hat J. Anderson (3) eingehend berichtet. Sein typisches Exemplar war 1,915 m lang. Als seine Wirbelformel gibt er an: C 7, D 12—13, L 13—14, S 2, Ca 27—28 = 62—63. Die Halswirbel des Exemplares nehmen mit 88 mm $^1/_{22}$ der ganzen Körperlänge und $^1/_{18}$ der Länge der Wirbelsäule (1,616 m) ein, sind also sehr wenig verkürzt. Entsprechend gering ist auch die Zahl der verschmolzenen Wirbel bei dieser Art, da nur Atlas und Epistropheus miteinander verwachsen sind; und auch bei ihnen ist die Verschmelzung der Neuralbögen „never complete". Alle anderen Wirbel sind völlig frei.

Die beiden verschmolzenen Wirbelkörper haben an der Basis eine Länge von 31 mm, alle übrigen zusammen von 57 mm. Der dünnste Wirbel ist der 3. mit 7 mm Länge; die folgenden, die 4., 5. und 6. V. c. nehmen wenig, die 7. V. c. aber bedeutend an Länge zu.

Der Neuralbogen des Atlas ist breit und stark, der des Epistropheus schwach; sie haben einen gemeinsamen starken gegabelten Dornfortsatz, der hinten einen kurzen Längskiel hat. Die Processus transversi des Atlas sind breit, knotig und durch tiefe Einschnitte von den längeren, spitzen des Epistropheus getrennt; bei beiden Wirbeln zeigen sie nach hinten. Die Neuralbögen der 3., 4. und 5. V. c. sind ziemlich hoch, die der 6. und 7. niedriger, aber mehr seitlich ausgedehnt; einige von ihnen sind manchmal oben offen. Die Dornfortsätze sind klein. Die oberen Processus transversi sind bei der 3. V. c. gut entwickelt, etwas nach hinten gerichtet, bei der 4. V. c. kleiner und fehlen bei der 5. V. c. ganz. Bei der 6. V. c. sind sie ganz klein und bei der 7. lang und ragen unter die Fläche der Körper des 4. und 5. Halswirbels. Die unteren Processus transversi sind an den Wirbeln 4, 5 und 6 entwickelt; sie sind bei der 4. V. c. klein und nach vorn gerichtet, bei der 5. V. c. am längsten.

Orcella fluminalis Anderson. Diese Art lebt in den Flüssen Indiens und erreicht eine Länge von ca. 2 m. Die Wirbelformel ist nach Anderson (3): C 7, D 13, L 16, Ca 26 = 63. Die Länge der Halswirbelsäule bei einem 2,026 m langen Exemplare war 98,5 mm, also $^1/_{20}$ der Körperlänge und $^1/_{17}$ der Länge der Wirbelsäule (1,72 m). Die Wirbel sind also noch weniger ver-

kürzt, als bei O. brevirostris. Verschmolzen sind wieder Atlas und Epistropheus, und zwar mit Körpern und Bögen.

In der Gestalt unterscheiden sich die Halswirbel nur wenig von denen der anderen Art. Die vorderen Gelenkflächen des Atlas stehen schräger zueinander, als bei O. brevirostris; unten werden sie durch einen schmaleren Zwischenraum getrennt. Ihre Form ist oval, während sie bei O. brevirostris unten schmaler sind als oben. Ferner ist bei O. fluminalis der Neuralbogen des Atlas höher und breiter und der gemeinsame Dornfortsatz von Atlas und Epistropheus oben deutlich gegabelt. Außerdem sind die Reste des Zahnfortsatzes besser ausgeprägt.

Von den Gattungen Feresa Gray und Sagmatias Cope sind nur Schädel bekannt.

Cephalorhynchus heavisidii Gray hat nach True (106) die Wirbelformel C 7, D 13, L + Ca 47 = 67. Von den Halswirbeln sind immer nur Atlas und Epistropheus miteinander verschmolzen. Die Wirbel 6 und 7 haben obere Querfortsätze, von denen die des letzteren die längeren sind und außerdem denen der Rückenwirbel sehr ähnlich sehen.

Cephalorhynchus albifrons True ist noch sehr wenig bekannt. Hutton (Trans. New Zealand Inst., Vol. 9, 1877, p. 350) stellt die Halswirbel so dar, als ob sie alle miteinander verschmolzen wären, was aber nach True wahrscheinlich ein Irrtum ist.

Cephalorhynchus hectori (Van Beneden) hat die Wirbelformel C 7, D 14, L 15, Ca 27 = 63. Im übrigen ist diese Art C. heavisidii sehr ähnlich, auch im Bau der Halswirbel.

Cephalorhynchus eutropia (Gray) ist auf 2 Schädel begründet; das Skelett ist unbekannt.

Lagenorhynchus acutus Gray. Die Wirbelformel dieser Art, die über 2,5 m lang wird, ist nach True (106) C 7, D 15, L 19, Ca 39 = 80, nach Lütken (67) C 7, D 14—15, L 18—22, Ca 38—41 = 77—85. Die ersten 4 Halswirbel sind mit Körpern und Bögen miteinander verschmolzen, alle übrigen völlig frei; bei jüngeren Tieren ist die Zahl der verschmolzenen Wirbel geringer. Der gemeinsame Dornfortsatz der vordersten 4 Wirbel ist hoch und dünn, der gemeinsame Querfortsatz der beiden ersten flach. Der obere Processus transversus des 7. Halswirbels ist wenig entwickelt.

Lagenorhynchus albirostris Gray ist die zweite gut begründete Art. Ihre Wirbelformel ist nach Lütken (67) C 7, D 15—16, L 23—24, Ca 43—45 = 88—92, während Weber (117)

als Gesamtzahl 90—91 angibt: „Niedrigere Zahlen erklären sich leicht durch den Verlust der letzten Schwanzwirbel, die sehr klein sind.“ Diese Art hat somit eine sehr bedeutende Wirbelanzahl.

Von den Halswirbeln sind Atlas und Epistropheus stets sehr fest miteinander verschmolzen, während alle übrigen Wirbel frei sind. Meist verschmelzen bei alten Tieren auch noch die Dornfortsätze der 3. und 4. V. c. mit denen der beiden ersten. Der gemeinsame Querfortsatz des Atlas und Epistropheus ist kurz, massiv und abgerundet. Der obere Querfortsatz der 7. V. c. ist mäßig lang, dem des 1. Rückenwirbels ähnlich.

Lagenorhynchus superciliosus Schlegel hat die Wirbelformel C 7, D 13, L + Ca 53 = 73. Nur Atlas und Epistropheus sind bei dem einzigen bekannten Skelett miteinander verschmolzen. Die oberen Querfortsätze fehlen bei den Wirbeln 3 bis 6 und sind bei der 7. V. c. lang. Die unteren sind nur bei der 5. und 6. V. c. vorhanden; bei ersterem sind sie ziemlich kurz. Die Dornfortsätze der Wirbel 3, 4, 5, 6 und 7 sind sehr klein.

Lagenorhynchus obliquidens Gill hat nach True (106) die Wirbelformel C 7, D 13, L 24, Ca 30 = 74 oder C 7, D 13, L 23, Ca 32 = 75. Bekannt sind außer einer Anzahl von Schädeln nur diese beiden Skelette. Ueber die Form der Halswirbel sagt True nichts.

Von den anderen von True (106) erwähnten Arten L. electra Gray, L. cruciger (d'Orbigny et Gervais) und L. thicolea Gray ist vom Skelett nur der Schädel bekannt und beschrieben.

Von Tursio peronii (Lacépède) sind nur Schädel bekannt.

Von Tursio borealis (Peale) (= Leucorhamphus borealis Dall) ist außer Schädeln nur ein von Dall gemessenes Exemplar beschrieben, dessen Länge 246,4 cm betrug. Ueber die Halswirbel wird nichts erwähnt.

Von der Gattung Delphinus werden eine große Anzahl von Arten angeführt, von denen man aber nur wenige genauer kennt.

Delphinus delphis L., der gemeine Delphin, ist die bekannteste Art. Die Wirbelformel ist nach den neuesten Angaben [True (106) und Beddard (5)] C 7, D 14—15, L 21—22, Ca 30—33 = 73—76. Von den Halswirbeln (Fig. 25) sind immer nur Atlas und Epistropheus miteinander verschmolzen, alle übrigen frei und

etwas gegeneinander beweglich. Die ersten beiden Wirbel sind groß, die folgenden 4 ziemlich dünn und der letzte wieder etwas dicker. Der gemeinsame Dornfortsatz von Atlas und Epistropheus ist sehr lang und am Ende gegabelt (47). Die Querfortsätze des Atlas sind mäßig lang, breit und seitlich zusammengedrückt. Obere Querfortsätze fehlen bei den Wirbeln 3—6; bei der 7. V. c. sind sie dünn und ziemlich lang. Die unteren Querfortsätze sind bei allen Wirbeln vorhanden und springen nach Duvernoy (27) bei der 7. V. c. stark vor. Die Halswirbelsäule ist nach Cuvier (20) $^1/_{46}$, nach der von Gervais (7) gegebenen Abbildung aber $^1/_{35}$ der ganzen Körperlänge und $^1/_{28}$ der Länge der Wirbelsäule.

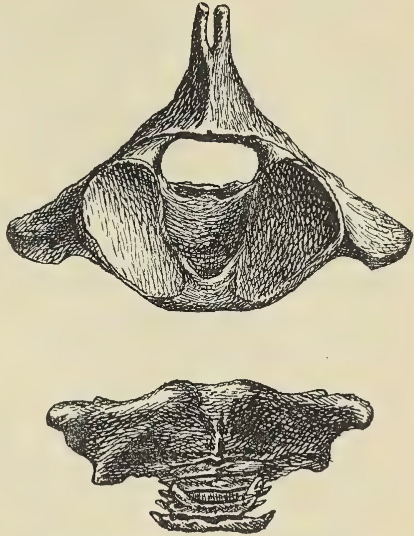


Fig. 25. Delphinus delphis L. nach Gervais. Halswirbel von vorn ($^2/_5$) und von oben ($^1/_3$).

Von den anderen Arten, D. longirostris Cuvier, D. capensis Gray und D. roseiventris Wagner, sind fast nur Schädel bekannt.

Ebenso sind die in großer Zahl aufgestellten Arten der Gattung Prodelphinus meist nur auf Schädel begründet.

Prodelphinus plagiodon (Cope) hat nach True (106) die Wirbelformel C 7, D 14, L 19, Ca 28—29 = 68—69. Nur Atlas und Epistropheus sind verschmolzen.

Prodelphinus euphrosyne (Gray) = P. tethyos (Gervais). Die Species hat die Wirbelformel C 7, D 15, L 21, Ca 23 = 76. Die ersten 3 Halswirbel sind miteinander verschmolzen. Der Dornfortsatz des Atlas ist lang und dünn, die Querfortsätze von Atlas und Epistropheus sind gut entwickelt.

Prodelphinus froenatus (F. Cuv.) = P. doris (Gray) hat nach True und Lütken (68) die Wirbelformel C 7, D 14, L 16—18, Ca 31—33 = 69—70. Von den Halswirbeln sind nur Atlas und Epistropheus verschmolzen, alle anderen völlig frei. Sie unterscheiden sich nach True nur dadurch von den Wirbeln von Delphinus, daß der Processus spinosus des Atlas nicht gegabelt ist

True gibt folgende Maße an:

Größte	Breite des Atlas	132 mm
„	Höhe „ „	98 „
„	Breite der 1. V. d.	92 „
„	Höhe „ 1. „ „	84 „

Das von diesem Autor beschriebene Männchen hatte eine Körperlänge von 2,157 m. Lütken erwähnt, daß der Dornfortsatz des Atlas kurz und breit ist.

Prodelphinus attenuatus (Gray) hat nach Lütken (68) die Wirbelformel C 7, D 15, L 21, Ca 36—38 = 79—81, also wesentlich mehr Wirbel, als die eben erwähnte Art.

Prodelphinus caeruleo-albus (Meyen) hat die Wirbelformel C 7, D 14, L + Ca 52 + = 73 +.

Von der Gattung Tursiops Gervais sind nur zwei Arten näher bekannt;

Tursiops tursio (Fabricius) ist die am besten beschriebene. Die Wirbelformel ist C 7, D 13, L 17, Ca 27 = 64 (True, 106). Von den Halswirbeln (Fig. 26) sind in der Regel nur die beiden ersten miteinander verschmolzen, selten auch der 3. Die Verschmelzung erstreckt sich auf Körper, Neuralbögen, Dornfortsätze und die Basis der Querfortsätze.

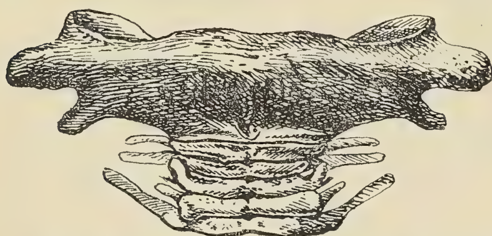


Fig. 26. Tursiops tursio (Fabr.) nach Gervais. Halswirbel von oben. $^1/_3$.

Lütken (67) beschreibt sehr eingehend 4 Exemplare, die besonders in der Form und Zahl der oberen und unteren Querfortsätze ziemlich stark variieren, was nur zum Teil die Folge des verschiedenen Alters der Tiere ist.

Der Atlas hat für den ersten Halsnerven bei dem ersten Exemplare von mittlerem Alter einen tiefen, bei den anderen drei verschiedenen Alters einen seichteren Einschnitt. Der Dornfortsatz dieses Wirbels ist entweder kurz, oder lang und nach hinten gebogen. Sein Querfortsatz ist in der Jugend meist kurz und dick, da seine Spitze noch nicht verknöchert ist, im Alter meist länger.

Der Processus transversus des Epistropheus ist in der Jugend kurz, im Alter länger, nach hinten gerichtet und von einem Loch durchbohrt: die beim jungen aus Knorpel bestehende Umgebung

dieses Loches ist hier verknöchert und daher bei der Präparierung erhalten geblieben.

Die Neuralbögen der folgenden Wirbel sind in der Jugend oft oben geöffnet, im Alter meist geschlossen und tragen dann Dornfortsätze von im allgemeinen geringer Höhe. Obere Querfortsätze finden sich meist bei den Wirbeln 3—7, doch variieren sie sehr in Größe und Form und können auch bei verschiedenen Wirbeln fehlen. Bei dem einen Skelett, das Lütken beschreibt, war der obere Querfortsatz des 3. (mitverschmolzenen) Wirbels an der Basis durchbohrt. Den längsten oberen Querfortsatz hat die 7. V. c.; er erreicht oft die Länge des Fortsatzes der 1. V. d., übertrifft ihn sogar manchmal und kann, da er nach vorn gebogen ist, fast den des Atlas erreichen. Untere Querfortsätze treten bei den Wirbeln 3—6 auf, und zwar sind sie bei der 3. V. c. sehr klein, nehmen aber bei jeder folgenden an Länge zu. Meist geht damit eine Aenderung der Ansatzhöhe Hand in Hand, indem sie bei der 3. V. c. sehr hoch, bei den folgenden immer niedriger am Körper ansitzen. Bei den Wirbeln 3, 5 und 6 können sie auch fehlen.

Am Körper der 7. V. c. findet sich jederseits für das Köpfchen der 1. Rippe eine Gelenkfläche, die aber, wie Lütken ausdrücklich hervorhebt, immer über der Stelle liegt, an der sich der Processus transversus inferior befinden müßte; sie tritt also nicht an seine Stelle, hat mit ihm nichts zu tun, was für alle Cetaceen zu gelten scheint.

Die Länge der Halswirbelsäule ist nach der Abbildung bei Gervais (7) ca. $^1/_{38}$ der ganzen Körperlänge und ca. $^1/_{32}$ der Länge der Wirbelsäule.

Tursiops parvimanus Lütken hat C 7, D 13, L + Ca 42 = 62 Wirbel. Seine Halswirbel sind nach Lütken (67) denen von T. tursio sehr ähnlich. Verschmolzen sind wieder nur Atlas und Epistropheus; hier ist aber an den Seiten noch deutlich die Verschmelzungsnaht zu erkennen. Der Querfortsatz des Atlas ist gut entwickelt, der des Epistropheus nach hinten gerichtet; letzterer zeigt aber bei dieser Art kein Loch. Obere Querfortsätze finden sich bei allen folgenden Wirbeln, doch nehmen sie vom 3. bis 6. an Größe ab; erst der des 7. ist wieder länger, aber immer noch kürzer als der des 1. Rückenwirbels. Untere Querfortsätze (Parapophysen) finden sich bei den Wirbeln 3—5, doch sind nur die der 5. V. c. gut entwickelt. Dornfortsätze fehlen den Halswirbeln fast ganz; der erste gut entwickelte findet sich beim 1. Rückenwirbel.

Tursiops catalania (Gray) ist nur auf Schädel,

Tursiops gillii Dall auf eine Mandibel begründet.

Tursiops abusalam (Rüppell). Die Wirbelformel ist nach Rüppell (88) C 7, D 12, L 16, Ca 26 = 61. Das beschriebene erwachsene Weibchen war 1,94 m lang. Von den Halswirbeln sind nur Atlas und Epistropheus miteinander verschmolzen, alle anderen völlig frei.

Von der Gattung Sotalia ist durch die eingehende Beschreibung eines alten Tieres durch Flower am besten bekannt:

Sotalia sinensis Flower (Delph. sinensis Osbeck). Die Wirbelformel ist: C 7, D 12, L 10, Ca 22 = 51 (37). Von den Halswirbeln (Fig. 27) sind, wie meist bei den Delphinen, nur die beiden ersten miteinander verschmolzen; an einer sich an jeder Seite herabziehenden seichten Grube kann man noch die Grenze zwischen den beiden Wirbelkörpern erkennen. Ebenso sind die zwei ersten Neuralbögen verwachsen; sie tragen einen gemeinsamen starken, nach hinten gebogenen Dornfortsatz, der an seinem oberen vorderen Rande einen kräftigen Rücken zeigt und dessen Spitze abgerundet ist.

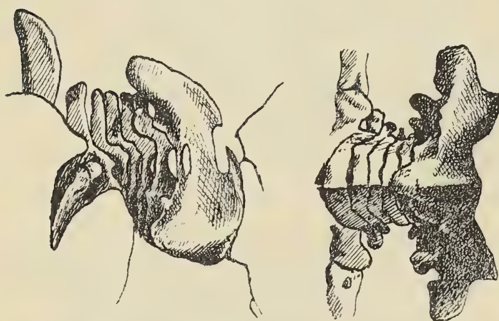


Fig. 27. Sotalia sinensis Flower nach Flower. Halswirbelsäule von der Seite und von oben. $^1/_4$.

Die Halswirbelsäule ist nach der Abbildung bei Flower $^1/_{30}$ der Körperlänge und $^1/_{23}$ der Länge der Wirbelsäule, also relativ wenig verkürzt.

Die für den ersten Halsnerven bestimmte Einkerbung, die sich jederseits über der vorderen Gelenkfläche des Atlas findet, ist sehr tief und besonders an der linken Seite fast zu einem Kanal geschlossen. Atlas und Epistropheus haben auf jeder Seite einen Processus transversus. Der des Atlas ist lang und stark, am Ende abgerundet und etwas nach unten und hinten gerichtet. Der des Epistropheus ist ein kleines, rauhes, zusammengedrücktes Tuberculum, das etwas nach oben und hinten gerichtet ist und fast in einer Ebene mit dem Fuße des ersten Fortsatzes liegt. Die Dimensionen dieser Wirbel sind bei dem von Flower beschriebenen Exemplare:

Breite der vorderen Gelenkflächen des Atlas	102	mm
„ zwischen den Enden der Proc. transv. des Atlas	141	„
„ „ „ „ „ „ „ „ Epistr.	88	„
Größte Breite des Rückenmarkkanals im Bogen des Atlas	42	„
„ „ „ „ „ „ „ Epistr.	36	„
Höhe des Rückenmarkkanals im Bogen des Atlas	36	„
„ „ „ „ „ „ Epistropheus	36	„
Breite des Körpers des Epistropheus am hinteren Ende	40	„
Höhe „ „ „ „ „ „ „	36	„
Größte Höhe des Epistropheus	102	„
Länge der oberen vord. Kante des gemeins. Proc. spin.	53	„

Die übrigen Halswirbel haben stark verkürzte rundliche Körper, an deren Unterseite rauhe Exostosen auftreten, die in der Mittellinie eine tiefe Kerbe freilassen. Wie die Körper, so sind sich auch die Neuralbögen dieser Wirbel sehr ähnlich; sie tragen alle einen sehr kurzen, seitlich zusammengedrückten Dorn, der bei allen fast gleich hoch ist, aber doch von der 3. bis zu der 7. V. c. etwas an Länge gewinnt. Die Zygapophysen dieser Wirbel sind alle gut entwickelt und genau aneinander gepaßt. Die Wirbel 3, 4, 5 und 6 haben kurze obere und untere Querfortsätze, deren Enden bei der 3. V. c. nur auf der einen Seite, bei der 4. V. c. auf beiden Seiten durch Verschmelzung Ringe bilden. Bei der 6. V. c. findet diese Vereinigung nicht statt; die unteren Processus transversi sind stark in der Richtung von vorn nach hinten entwickelt. Bei der 7. V. c. sind wie gewöhnlich nur die oberen Querfortsätze vorhanden. Unten am Wirbelkörper findet sich eine Gelenkfläche für das Köpfchen der 1. Rippe.

Sotalia tëuszii Kükenthal (62) scheint eine pflanzenfressende Art zu sein; nur der Schädel ist erhalten.

Sehr wenig bekannt sind S. plumbea (Cuvier), S. gadamu (Owen), S. lentiginosa (Owen) und andere.

Sotalia guianensis Van Beneden hat die Wirbelformel C 7, D 12, L 14, Ca 22 = 55. Wie bei den anderen Arten, sind nur Atlas und Epistropheus verschmolzen, die 5 anderen Wirbel völlig frei. Von seinen Verwandten unterscheidet sich diese Art aber hauptsächlich dadurch, daß die Halswirbel noch weniger verkürzt sind; nach der von Gervais (7) gegebenen Abbildung sind sie nur $^1/_{28}$ der Körperlänge und $^1/_{22}$ der Länge der Wirbelsäule.

Von der Gattung Steno Gray erwähnt True (106) zwei Arten.

Steno rostratus (Desmarest). Die Wirbelzahl ist 65. Bei St. rostratus sind nur die beiden ersten Halswirbel ver-

schmolzen, aber bei dem von LÜTKEN beschriebenen Exemplare auch nur unvollkommen, da die Neuralbögen und die kurzen Dornfortsätze frei waren. Bei der 3. V. c. bilden die Querfortsätze jederseits einen Ring, der bei den folgenden 3 Wirbeln unvollkommen bleibt. Die 7. V. c. hat nur einen oberen Processus transversus, der aber ziemlich lang ist.

Steno perspicillatus PETERS. Bekannt ist nur das eine von PETERS (81) beschriebene Exemplar. Die Wirbelformel ist C 7, D 12, L 15, Ca 32 = 66. Nur Atlas und Epistropheus sind miteinander verwachsen. Die Länge der Halswirbelsäule ist 75 mm, d. h. ca. $^1/_{24}$ der Länge der Wirbelsäule (1,795 m) oder ca. $^1/_{31}$ der Länge des ganzen Tieres. Weitere Angaben fehlen.

II. Eigene Untersuchungen.

1. Bartenwale.

Balaenoptera physalus (L.), der Finwal. Hier standen zwei Exemplare zur Verfügung, ein Embryo von 0,53 m und ein noch nicht ganz ausgewachsenes Tier von 15,80 m Länge.

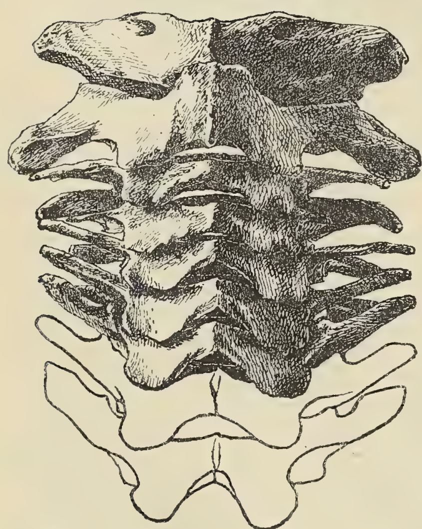


Fig. 28. Balaenoptera physalus L. Halswirbel von oben. Orig.

1) Bei dem größeren Exemplare ist die Anzahl der Wirbel C 7, D 15, L + Ca 42 = 64. Die Halswirbel (Fig. 28) sind sämtlich frei und ähneln sehr den von VAN BENEDEN (7, Taf. XII und XIII) abgebildeten. Die Hauptmaße der Wirbel sind folgende:

	Atlas	Epistr.	3.	4.	5.	6.	7. V. c.	1. V. d.	
Größte Höhe	410	476	367	383	403	420	433	457	mm
„ Breite	598	661	586	598	596	595	610	598	„
„ Länge	101	66	55	57	58	61	71	78	„

Unter „größter Höhe“ wird hier, wie in allen folgenden Tabellen, der in der Mittellinie gemessene Abstand der Unterkante des

Körpers von der Spitze des Dornfortsatzes verstanden, unter „größter Breite" die Entfernung der Spitzen der Querfortsätze voneinander, und die „größte Länge" ist an der Basis des Wirbelkörpers gemessen. In der Höhe der Wirbel findet also ein Emporsteigen der Kurve beim Epistropheus, bei der 3. V. c. ein starkes Fallen und von da ab wieder ein allmähliches Steigen bis zu den Rückenwirbeln statt. Analog erreicht der Epistropheus die größte Breite. In der Länge zeigt der Atlas die größte Zahl, sie sinkt bis zu der 3. V. c., um dann wieder zu steigen. Der größte Wirbel ist also der Epistropheus, der kleinste die direkt dahinter liegende 3. V. c.

Da es sich hier um ein jüngeres Tier handelt, sind die Epiphysen bei den meisten Wirbeln noch frei, und zwar bei der 3. bis 7. V. c. und den folgenden beide, beim Epistropheus nur die hintere; sie sind bei den oben angeführten Längenmaßen mit einbegriffen.

Die Verkürzung der Halswirbelsäule ist, wie bei allen Balaenopteriden, relativ gering; bei diesem Exemplare nimmt sie mit 0,541 m von der ganzen Skelettlänge (15,8 m) rund $^1/_{29}$, von der Länge der Wirbelsäule $^1/_{23}$ ein. Am meisten werden von dieser Verkürzung die mittleren Wirbel betroffen.

Die vorderen Gelenkflächen des Atlas sind sehr umfangreich; ihr größter Durchmesser steht fast vertikal. Ueber ihnen durchbricht jederseits ein Kanal für den Nervus suboccipitalis den Neuralbogen. Die hinteren Gelenkflächen für den Epistropheus sind konvex und gehen unten ineinander über. Auf der oberen hinteren Seite des Körpers findet sich eine kleine Gelenkfläche für den Zahn. Die vordere und die hintere Gelenkfläche des Epistropheus ist konkav. Der Dens besteht aus einem niedrigen Kegel, der sich mit breiter Basis in der Mitte des Körpers erhebt und dessen Gelenkfläche wenig entwickelt ist. Die Neuralbögen sind relativ dünn und umschließen einen mehr breiten als hohen Rückenmarkskanal. Sie senden bei der 3.—7. V. c. nach hinten und vorn, beim Epistropheus nur nach hinten Zygapophysen aus, die aber stark verkürzt sind und wenig ausgebildete Gelenkflächen zeigen.

Der Processus spinosus ist beim Atlas klein, seitlich zusammengedrückt, beim Epistropheus groß und kräftig, mit breiter Basis und starken Rauhigkeiten; er ist etwas nach vorn geneigt. Bei der 3. und 4. V. c. ist er sehr klein, während er bei den folgenden allmählich größer wird und wieder eine geringe Neigung

nach vorn zeigt. Zu beiden Seiten der Dornfortsätze treten, besonders beim Epistropheus, der 3. und 4. V. c., aber in geringerem Maße auch bei den folgenden Wirbeln, kleine Fortsätze oder Cristen auf, die nach hinten verlaufen.

Die Processus transversi sind beim Atlas stark, werden nach dem Ende zu dünner und richten sich etwas nach oben. Vom Epistropheus bis zu der 6. V. c. finden sich außer den oberen auch untere Querfortsätze. Die oberen und unteren verschmelzen beim Epistropheus rechts mit ihren Enden, so daß ein Ring entsteht, links nähern sie sich so stark, daß man annehmen kann, eine durch den Macerationsprozeß zerstörte Knorpelspange habe hier den Ring geschlossen. Die Processus transversi superiores der 3., 4., 5. und 6. V. c. sind lang, schmal, nach unten und vorn gerichtet, und zwar die hinteren mehr als die vorderen. Die Enden der Querfortsätze zeigen übrigens, soweit sie vorhanden sind (einzelne sind abgebrochen), Rauhigkeiten, die auf Knorpelansatz und Ringbildung schließen lassen; es würden demnach in höherem Alter auch bei den Wirbeln 2—6 knöcherne Ringe aufgetreten sein. Die Processus transversi inferiores sind bei der 3. V. c. relativ klein, bei der 4. V. c. bedeutend länger und dicker und bei der 5. und 6. V. c. wieder kürzer; sie zeigen eine Biegung nach oben und vorn. Bei der 7. V. c. liegt ungefähr an der Stelle des unteren Querfortsatzes eine kleine rauhe Erhöhung (die 1. Rippe hat kein ausgeprägtes Capitulum). Der obere Processus transversus dieses Wirbels ist vertikal sehr hoch, bandartig und schräg nach vorn gerichtet, Eigenschaften, die in noch höherem Maße die folgenden Rückenwirbel zeigen. Alle Querfortsätze laufen nach einem Punkte hin, der ungefähr zwischen der 4. und 5. V. c. liegt; der Grad dieses Konvergierens erscheint geringer, als bei anderen Exemplaren, weil die knorpeligen Enden der Fortsätze fehlen.

An der oberen Kante der Processus transversi superiores treten bei allen Halswirbeln (außer dem Atlas) kleine Fortsätze auf, die sich nach oben und bei den letzten Wirbeln außerdem noch nach vorn erstrecken; diese Metapophysen nähern sich bei der 5., 6., 7. V. c. und der 1. V. d. immer mehr den Dornfortsätzen und steigen bei den Brust- und Lendenwirbeln an diesen empor, jeden Wirbel mit dem vorhergehenden gabelig verbindend.

Die unteren Querfortsätze zeigen in ähnlicher Weise dicht an ihrer Ansatzstelle bei den Wirbeln 3, 4, 5 und 6 kleine Fortsätze, die nach unten und vorn gerichtet sind.

2. Bei dem Embryo von 0,53 m Länge sind die Maße der Halswirbel folgende:

	Atlas	Epistr.	3.	4.	5.	6.	7. V. c.	1. V. d.	
Größte Höhe	17,5	18	15	15	15	15	15,1	15,2	mm
„ Breite	25	38	31	30	31	31	32	33	„
„ Länge	5	3	2	2,2	2,4	2,7	3,1	4	„

Die Wirbel zeigen in allen wesentlichen Punkten dieselben Eigenschaften, wie die des erwachsenen Tieres. Das Ansteigen der Höhenkurve nach hinten ist aber langsamer; so ist die 3. V. c. verhältnismäßig höher und noch nicht so stark reduziert. Aehnlich verhält sich dieser Wirbel bezüglich der Breite, indem er auch hier eine relativ starke Entwickelung zeigt. Die Längen der einzelnen Wirbel verhalten sich bei beiden Exemplaren ziemlich gleich, nur ist ihre Gesamtlänge im Verhältnis zur ganzen Länge des Skelettes beim Embryo eine etwas größere, da sie mit 21 mm ca. $^{1}/_{25}$ derselben beträgt; die charakteristische Verkürzung ist also noch nicht so weit fortgeschritten. Alle Wirbel bestehen übrigens bei diesem Exemplare noch aus Knorpel, ohne eine Spur von Verknöcherung.



Fig. 29. Balaenoptera physalus L. Atlas des Embryos von vorn. Orig. $^{1}/_{1}$.

In der Gestalt der einzelnen Halswirbel finden sich beim Embryo folgende Abweichungen: Beim Atlas (Fig. 29) sind die Gelenkflächen für die Hinterhauptscondylen eine Kleinigkeit schräger gestellt; während ihre höchsten Punkte 12 mm voneinander entfernt sind, nähern sie sich unten bis auf 2 mm. Diese schrägere Lage ist wohl nur eine individuelle Abweichung. Der Zahn des Epistropheus hat eine etwas breitere Basis und ist stärker hervorgewölbt, zeigt also noch keine so weit fortgeschrittene Reduktion, wie beim älteren Tiere. Auch hier ist der für den ersten Halsnerven gelassene Raum ein nach vorn geschlossener Kanal oberhalb der vorderen Gelenkflächen des Atlas. Die hinteren Gelenkflächen dieses Wirbels und die vorderen des Epistropheus gehen wie beim älteren Tiere unten ineinander über. Die Neuralbögen liegen horizontaler, wodurch die Höhe des Neuralkanales recht gering wird.

Von oben sehen sich die Halswirbel außerordentlich ähnlich; die Dornfortsätze sind sehr niedrig, auch bei Atlas und Epistropheus. Die Seiten der Neuralbögen haben, da sie etwas verdickt sind (besonders die des Epistropheus), fast dieselbe Höhe,

wie die Spitzen dieser Fortsätze. Die Querfortsätze des Atlas sind sehr kurz und breit. Bei den Wirbeln 2—6 bilden die oberen und unteren Querfortsätze Ringe. Beim Epistropheus ist die dadurch entstehende Oeffnung schmal und vertikal in die Länge gezogen, bei den folgenden breiter. Beim Epistropheus (Fig. 30) zeigt übrigens die Form der Processus transversi einige Abweichungen, indem diese Fortsätze ober- und unterhalb des von ihnen umschlossenen Loches nach vorn gerichtete konvexe Hervorwölbungen tragen (die untere ist die stärkere) und sich außerdem stärker nach hinten wenden. Die Querfortsätze der Halswirbel konvergieren bei diesem Embryo in ähnlicher Weise wie bei dem oben beschriebenen Skelette; sie streben alle einem Punkte zu, der ungefähr in der Höhe des 5. Wirbels liegt. Die Spitzen berühren sich fast und sind untereinander durch starke Band- und Muskelmassen verbunden. Von den Metapophysen sind nur ganz geringe Spuren zu sehen und ebenso von den accessorischen Fortsätzen, die sich bei dem oben beschriebenen Skelette an die unteren Querfortsätze ansetzen. Von einem Processus transversus inferior findet sich beim 7. Halswirbel keine Spur.



Fig. 30. Balaenoptera physalus. L. Epistropheus des Embryos von der rechten Seite. Orig. $1^1/_3$.

Die Halsmuskulatur ist außerordentlich stark. Die oberen Schichten, wie M. splenius capitis, M. longissimus dorsi, M. transversalis superior, heften sich mit fast gänzlicher Uebergehung der Halswirbel direkt an das Hinterhaupt an, und die tieferen ziehen von den Halswirbeln fast nur die beiden ersten in den Bereich ihrer Wirksamkeit, wodurch die zwischen den Zugpunkten liegenden hinteren Wirbel zusammengepreßt werden müssen.

Die zwischen den Halswirbeln möglichen Bewegungen können nur gering sein; relativ bedeutend ist nur die Bewegung zwischen Schädel und Atlas. Am Embryo angestellte Versuche ergaben als Größe der Nickbewegung aller Wirbel (inkl. Atlanto-occipital-Gelenk) im ganzen 13^0; die Zahl für die Drehbewegung war 4^0 nach jeder Seite, und eine Seitenbewegung wurde durch die zusammenstoßenden Querfortsätze fast ganz unmöglich gemacht. Hierbei muß man allerdings noch berücksichtigen, daß der Knorpel, aus dem die Wirbel noch bestehen, recht elastisch ist und vermöge

dieser Eigenschaft wohl eine größere Bewegung möglich macht, als sie bei verknöcherten Wirbeln stattfinden kann.

Balaenoptera rostrata (Fabr.). Auch hier standen mir 2 Exemplare zur Verfügung, eines von 8,48 m und ein zweites von 4,55 m Länge.

No. 1. Da diese Art nur eine Länge von 10 m erreicht, handelt es sich um ein ausgewachsenes Exemplar, worauf auch der Umstand hinweist, daß die Epiphysen der Wirbel sämtlich verschmolzen sind. Die Wirbelformel dieses Tieres ist C 7, D 11, L 12, Ca 17 + = 47 +; 1—2 Schwanzwirbel fehlen am Skelett. Die Halswirbel sind alle völlig frei; ihre Länge (320 mm) ist ca. $^1/_{26}$ der ganzen Körperlänge und ca. $^1/_{21}$ der Länge der Wirbelsäule. Die Verkürzung ist also relativ gering. Die wichtigsten Maße sind folgende:

	Atlas	Epistr.	3.	4.	5.	6.	7. V. c.	1. V. d.	
Größte Höhe	192	214	182	175	199	218	200?	231	mm
„ Breite	321	441	393	366	419	394	430	482	„
„ Länge	62	40	32	35	43	42	50	59	„

Die größte Höhe hat wie gewöhnlich der Epistropheus, die kleinste die 3. V. c. Die kleine Zahl für die 7. V. c. erklärt sich dadurch, daß das oberste Stück des Dornfortsatzes fehlt. In der Breite nimmt ebenfalls der Epistropheus mit seinen gewaltigen Querfortsätzen die erste Stelle ein. In der Länge zeigt sich wieder, daß der 3. Halswirbel der am meisten reduzierte ist. Alle folgenden nehmen im allgemeinen an Länge zu, nur die 5. V. c. fällt mit einem abnorm langen Körper aus der Reihe. Beim 1. Rückenwirbel sehen wir bei allen Maßen ein ziemlich plötzliches Ansteigen. Alle Halswirbel haben eine rauhe, scharf markierte Oberfläche, ein Umstand, der auch auf das Alter des Individuums hinweist.

Die Gelenkflächen, die der Atlas vorn für die Condylen trägt, sind ziemlich stark konkav und stehen schräg; während ihre höchsten Punkte 113 mm voneinander entfernt sind, nähern sich die Flächen unten bis auf 6 mm. Für den ersten Halsnerven findet sich am Oberrande der Gelenkflächen ein nach außen und etwas nach unten verlaufender Kanal von elliptischem Querschnitt, der nach vorn durch eine kräftige, 16 mm dicke Wand abgegrenzt ist. Die hinteren Gelenkflächen sind schwach konvex und nähern sich unten bis auf 5 mm. Eine Gelenkfläche für einen Zahnfortsatz ist nicht vorhanden, da sich von diesem nur ein Rest in Gestalt eines flachen, unregelmäßigen Kegels findet. Die vordere Gelenkfläche des Epistropheus ist schwach konkav.

Der Neuralbogen ist beim Atlas hoch gewölbt mit flachen aufsteigenden Teilen, scharfer Vorderkante und kleinem, breitbasigem Dornfortsatze, dessen Knochenbälkchenzüge schräg nach hinten verlaufen, also von dort einen Zug durch Sehnen und Muskeln erlitten. Beim Epistropheus trägt der Neuralbogen vorn jederseits eine knorrige Anschwellung und dazwischen den relativ langen Dornfortsatz, der ebenfalls, wie auch alle folgenden, schräg nach hinten gerichtet ist und in derselben Richtung verlaufende Trajektorien zeigt. Die Dornfortsätze der 3. und 4. V. c. sind sehr klein; der der 4. V. c. ist nur eine niedrige, dünne und scharfe Crista. Diese Fortsätze weichen dadurch von den anderen ab, daß sie (beim Epistropheus ist das nur angedeutet) sich vorn gabeln und in der Gabelung eine Reibungsfläche zeigen, was wohl auf eine Bewegung der Wirbel gegeneinander schließen läßt; diese Bewegung würde ein Auf- und Abwärtbiegen des Halses sein. Bei den folgenden Wirbeln werden die Dornen allmählich höher; sie sind dünn und spitz. Zu beiden Seiten der Dornfortsätze erheben sich, analog den knorrigen Anschwellungen des Epistropheus, bei der 3., 4. und 5. V. c. deutliche Cristen, die, wie die Trajektorien beweisen, einen Zug von hinten auszuhalten hatten. Sie sind übrigens unsymmetrisch entwickelt; bei der 3. und 4. V. c. sind sie auf der linken Seite dicker, kürzer und knorriger. An der 6. und 7. V. c. entsprechen ihnen zipfelige, nach hinten gerichtete Verlängerungen der hinteren Neuralbogenkante.

Die Processus transversi setzen beim Atlas mit breiter Basis in der Mitte der Wirbelhöhe an, verlaufen gerade nach außen und sind am Ende von oben-hinten nach unten-vorn abgeplattet; sie zeigen nach außen keine Spitze, sondern eine lange Kante. Auf der Oberseite tragen sie eine von vorn nach hinten und oben verlaufende Verdickung, die mit einem nach hinten gerichteten kurzen und breiten Zipfel endigt. Die oberen und unteren Querfortsätze der 2.—6. V. c. bilden Ringe für die Vertebralarterien, die beim Epistropheus beiderseitig und bei der 5. und 6. V. c. nur rechts durch knöcherne Verschmelzung der Fortsatzenden gebildet werden, während bei der 3. und 4. V. c. auf beiden Seiten und bei der 5. und 6. V. c. links Knorpel an die Stelle des Knochens tritt. Diese Querfortsätze konvergieren, indem die des 2., 3., 4. und 5. Wirbels nach hinten, die der 7. V. c. und 1. V. d. nach vorn gerichtet sind. Die Oeffnungen der Ringe sind beim Epistropheus lang-oval und ziemlich klein, bei den folgenden Wirbeln größer. Die Querfortsätze des Epistropheus teilen sich

nach Bildung des Ringes am Ende wieder, und jeder endet auf diese Weise in einem stumpfen kurzen Zipfel. Sie sind hinten konkav, und in diese Höhlung schmiegen sich die Querfortsätze der 3. V. c. hinein. Bei der 7. V. c. und 1. V. d. sind nur obere Processus transversi vorhanden, doch zeigen diese an ihrem Ende einen spitzen, nach unten und innen verlaufenden Fortsatz, so daß ein Halbring entsteht, ein Verhalten, das besonders am 1. Brustwirbel sehr merkwürdig ist. Von einer Gelenkfläche ist am letzten Halswirbel nichts zu sehen.

Die unteren Querfortsätze der Wirbel 3, 4, 5 und 6 zeigen an ihrer unteren Kante einen accessorischen, nach unten und hinten verlaufenden Fortsatz, der an der 3. V. c. ungefähr in der Mitte der Unterseite sitzt und bei jedem folgenden immer näher an den Wirbelkörper heranrückt. Aehnliche, nur nach vorn gerichtete Fortsätze finden sich an der Oberkante der Processus transversi superiores bei den Wirbeln 2—7 und den Brustwirbeln; sie sitzen bei der 2.—6. V. c. dicht neben den Zygapophysen und verschmelzen vom 7. Halswirbel an mit diesen. Sie entsprechen den schräg nach vorn und oben gerichteten Metapophysen, die sich an der Basis der Dornen aller Brust- und Lendenwirbel finden.

Die Zygapophysen sind gut entwickelt und zeigen ziemlich ausgeprägte Gelenkflächen; sie treten bei der 3.—7. V. c. vorn und hinten, beim Epistropheus nur hinten auf.

Was die Bewegungsmöglichkeiten betrifft, so ist wohl in der Hauptsache nur eine Nickbewegung möglich, die besonders zwischen Kopf und Atlas, aber auch, wenn auch bedeutend geringer, zwischen den einzelnen Halswirbeln stattfindet (daher Reibungsflächen an der Vorderseite der Dornfortsätze bei der 3. und 4. V. c.). Eine Drehbewegung kann nur höchst gering sein, und eine Seitenbewegung wird fast völlig durch die sich beinahe berührenden und durch Knorpelplatten verbundenen Querfortsätze verhindert, die als Sperrung wirken müssen.

No. 2. Das zweite Exemplar ist noch jung, was sowohl aus der geringen Länge von 4,55 m, als auch daraus hervorgeht, daß die Epiphysen der meisten Wirbel noch frei sind (bei der 3.—7. V. c. beide, beim Epistropheus die hintere). Die Wirbelformel des Skelettes ist: C 7, D 11, L 12, Ca 13 + = 43 +. Am Schwanz fehlen, soweit das aus der Größe und Form der letzten vorhandenen zu erschließen ist, 4—5 Wirbel. Die 7 völlig freien Halswirbel nehmen mit 159 mm Länge ca. $^1/_{28}$ der Körperlänge und ca. $^1/_{26}$ der Länge der Wirbelsäule ein.

Die Maße der Wirbel sind:

	Atlas	Epistr.	3.	4.	5.	6.	7. V. c.	1. V. d.	
Größte Höhe	150	152	115	119	118	122	125	129	mm
„ Breite	221	269	230	226	237	240?	250?	266	„
„ Länge	29	20	15	16	20	20	23	29	„

Die Breitenmaße der 6. und 7. V. c. sind nicht genau anzugeben, da die Querfortsätze der einen Seite abgebrochen sind.

Die Wirbel unterscheiden sich von denen des größeren Exemplares zunächst schon durch die größere Weichheit der Formen: die Fortsätze sind kürzer, die Cristen stumpfer, die Rauhigkeiten in geringerem Maße ausgebildet; wir haben es eben mit einem jugendlichen Individuum zu tun. Daher sind auch die Dornfortsätze der hinteren Halswirbel recht klein und ebenso die Metapophysen und die am unteren Rande der unteren Querfortsätze accessorisch auftretenden Fortsätze. Die oben erwähnten, zu beiden Seiten der Dornfortsätze ansitzenden Cristen sind hier nur einigermaßen deutlich am Epistropheus zu erkennen, und zwar machen sie dessen Neuralbogen stark unsymmetrisch, da die linke stärker entwickelt ist. Alle die sekundären Fortsätze scheinen sich erst im höheren Alter in ihrer charakteristischen Form auszubilden.

Ein Unterschied zwischen den beiden Exemplaren findet sich noch an den miteinander artikulierenden Gelenkflächen des Atlas und des Epistropheus; während bei dem älteren Tiere die rechte und linke Gelenkfläche unten durch einen kleinen Zwischenraum getrennt sind, gehen sie hier beim Atlas wie beim Epistropheus unten ineinander über. Die vorderen Gelenkflächen des Atlas haben eine ähnliche Lage wie beim erwachsenen Exemplare; sie zeigen oben einen gegenseitigen Abstand von 80 mm, unten einen solchen von 5 mm.

Die verhältnismäßig wenig nach hinten gebogenen Querfortsätze des Epistropheus sind relativ kurz. Die Bildung des Ringes ist gerade vollendet; links sieht man noch die Naht, welche rechts schon obliteriert ist. Die Ringe der folgenden Wirbel waren, soweit sich bei der schlechten Erhaltung der dünnen Querfortsätze schließen läßt, wohl alle durch Knorpel geschlossen.

2. Zahnwale.

Monodon monoceros L. Von den zwei vorhandenen Exemplaren ist das eine, von 3,46 m Länge, ein Männchen, das andere, von 3,61 m, ein Weibchen.

No. 1. Das Männchen ist noch nicht völlig ausgewachsen, da die Epiphysen der Wirbel noch frei sind. Seine Wirbelformel ist C 7, D 12, L 9, Ca 23 + = 51 +; es fehlen, wie aus der Gestalt und der Größe der letzten Wirbel zu schließen ist, 2—3 Schwanzwirbel. Die Halswirbel sind alle frei; ihre Gesamtlänge ist 137 mm, also ca. $^1/_{26}$ der ganzen Körperlänge und $^1/_{21}$ der Länge der Wirbelsäule.

Die Maße der einzelnen Wirbel sind:

	Atlas	Epistr.	3.	4.	5.	6.	7. V. c.	1. V. d.	
Größte Höhe	114	130	113	108	109	109	110	125	mm
„ Breite	214	180	105	90	114	143	194	181	„
„ Länge	38	35	12	12,5	13	15	17	30	„

Die größte Höhe zeigt also der Epistropheus, die kleinste der 4. Halswirbel; von der 5. V. c. ab steigt die Kurve dann erst langsam, bei den letzten immer schneller. Die größte Breite hat der Atlas, die kleinste wieder die 4. V. c., die also der am meisten reduzierte Halswirbel ist. Auffallenderweise ist die 7. V. c. breiter als der 1. Rückenwirbel, was an ihren sehr langen oberen Querfortsätzen liegt. Die große Länge des Atlas wird zum Teil durch einen weiter unten näher zu beschreibenden hinteren Fortsatz des Körpers bedingt.

Der Atlas hat für die Hinterhauptscondylen zwei große, stark ausgehöhlte Gelenkflächen, die, sehr schräg zueinander stehend, sich unten sehr nahekommen; ihre obere Kante springt stark nach vorn; über ihnen liegt jederseits eine flache Einkerbung für den ersten Halsnerven. Der Neuralbogen ist hoch gewölbt und von oben nach unten flach zusammengedrückt; den Dornfortsatz vertritt ein kleines unregelmäßiges Tuberculum. An der hinteren oberen Kante entsendet der Neuralbogen links einen kleinen Fortsatz, der sich an den Bogen des Epistropheus anlegt; dieser andererseits hat an der rechten Seite einen ähnlichen, sich an den Bogen des Atlas anschmiegenden Fortsatz. Das scheint darauf hinzudeuten, daß höchstens nur eine ganz geringe Bewegung zwischen Atlas und Epistropheus stattfindet. An die untere hintere Kante des Atlas setzt sich wie erwähnt ein Fortsatz an, der, nach hinten verlaufend, sich an die Unterseite des Epistropheus anlehnt, mit diesem artikulierend. Der Processus transversus des Atlas hat eine breite Basis und endet in 2 Zipfel, von denen der obere sehr kurz und stumpf, der untere bedeutend länger und spitz ist. Der Fortsatz ist nach unten-außen-hinten gerichtet.

Dem Körper des Epistropheus sitzt vorn der Zahn als breit-

basige, niedrige und stumpfe Erhebung mit ganz unregelmäßiger Oberfläche an. Von der Unterseite des Zahnes erstreckt sich bis unter den Körper des Epistropheus eine Gelenkfläche für den hinteren Fortsatz des Atlas. Hinter dieser Fläche zeigt die Körperunterseite eine stark hervorspringende schmale Carina, die in ähnlicher Weise sich bei der 3. V. c. und in viel flacherer Form bei der 4. V. c. vorfindet. Die Gelenkflächen für den Atlas sind groß. Auf dem hohen Neuralbogen sitzt ein kräftiger, spitzer Dornfortsatz, der sich nach hinten umbiegt. Die Processus transversi sind kurz, der obere dünn und spitz, der untere breit und stumpf; sie sind etwas nach hinten gerichtet.

Die Neuralbögen der Wirbel 3—7 sind ebenfalls hoch gewölbt, aber sehr dünn. Die 3. und 4. V. c. zeigen kleine Dornfortsätze, die sich dicht an den des Epistropheus anschmiegen; bei der 5., 6. und 7. V. c. fehlen die Dornen fast ganz.

Zygapophysen treten hinten am Epistropheus und vorn und hinten an allen folgenden Halswirbeln auf.

Die oberen Querfortsätze der Wirbel 3, 4 und 5 sind kurz, spitz und lamellenförmig; sie müssen fast ganz funktionslos sein. Die des 6. Wirbels sind länger, werden aber noch von denen des 7. übertroffen; bei beiden Wirbeln sind sie nach vorn gerichtet.

Die unteren Querfortsätze sind bei der 3. und 4. V. c. klein, bei der 5. aber stark und kolbig verdickt und nach vorn und unten gewendet; bei der 6. V. c. sind sie wieder klein, und bei der 7. V. c. fehlen sie gänzlich. Fast an ihrer Stelle findet sich bei der 7. V. c. eine auf kurzem dickem Stiel sitzende Gelenkfläche für das Köpfchen der 1. Rippe. Wir haben hier wieder den seltenen Fall, der sich auch bei Inia geoffrensis findet, daß nicht die Processus transversi inferiores der 6. V. c., sondern die der 5. V. c. die am besten entwickelten sind.

No. 2. Das nur etwas größere Weibchen von 3,61 m Länge hatte schon ein höheres Lebensalter erreicht: seine Wirbelepiphysen sind schon verschmolzen, die Nähte aber noch deutlich zu erkennen. Die Wirbelformel ist: C 7, D 12, L 9, Ca 25 = 53, stimmt also genau mit der von Lilljeborg (66) angegebenen überein; Schwanzwirbel scheinen nicht zu fehlen. Die Länge der Halswirbelsäule war geringer, als bei dem kleineren Männchen, nämlich 134 mm, also ca. $^1/_{27}$ der ganzen Körperlänge oder $^1/_{23}$ der Länge der Wirbelsäule (3,12 m).

Die Halswirbel dieses Exemplares zeigen nun eine besondere

Eigentümlichkeit: sie sind nicht alle frei, sondern die 2. und 3. V. c. mit den Körpern verschmolzen. Das muß ziemlich selten vorkommen, wenigstens habe ich etwas Aehnliches nur bei einem Autor erwähnt gefunden. Vrolik (114) nämlich sagt: „In de geraamten van Delphinus orca, Monodon monoceros en . . . zijn de vier achterste halsverwelen gescheiden, de drie voorste ineengesmolten.“ Demnach würde also manchmal auch der Atlas in die Verschmelzung mit einbezogen, worauf wohl auch die enge Verbindung der Neuralbögen der ersten zwei Wirbel bei den beiden hiesigen Skeletten hinzuweisen scheint. Die Verschmelzung der 2. und 3. V. c. ist übrigens am festesten im oberen Teile der Körper; an den Seiten und unten tritt die Naht als wulstartige Verdickung auf; die Grenze der Wirbel ist also deutlich zu erkennen.

Die Maße der Wirbel sind:

	Atlas	Epistr.	3.	4.	5.	6.	7. V. c.	1. V. d.	
Größte Höhe	105	144	115	111	110	111	106	117	mm
„ Breite	181	182	93	92	100	132	165	176	„
„ Länge	46	40	11	12	12,5	14,5	17	21	„

Die Höhe des Epistropheus ist hier noch bedeutender, als beim Männchen, weil sein Dornfortsatz sehr viel stärker ist. Merkwürdigerweise übertrifft der Epistropheus den Atlas auch an Breite, während es bei No. 1 gerade umgekehrt ist. Trotzdem die Gesamtlänge der Halswirbelsäule geringer als beim Männchen ist, sind doch die beiden ersten Wirbel länger; sie folgen damit einer Regel, die für alle Cetaceen zu gelten scheint: je kürzer und rudimentärer eine Halswirbelsäule ist, desto relativ stärker sind die beiden ersten Wirbel entwickelt. In die stärkere Verkürzung ist beim weiblichen Skelett auch der erste Dorsalwirbel mithineingezogen; er ist wesentlich kürzer als beim Männchen.

Beim Atlas liegen die Gelenkflächen für die Condylen wieder sehr schräg zueinander; während ihre obersten Punkte 90 mm voneinander entfernt sind, nähern sich die Flächen unten bis auf 16 mm. Der ganz kurze knorrige Dornfortsatz paßt genau in eine Einkerbung der vorderen Kante des Neuralbogens des Epistropheus hinein; die Verbindung dieser beiden Wirbel ist also hier recht fest, eine größere Bewegung ausschließend. Das Weibchen zeigt demnach eine ziemlich feste Verbindung der ersten 3 Wirbel, die beim Männchen frei sind. Vielleicht handelt es sich hier um einen sekundären Geschlechtscharakter; man könnte sich vor-

stellen, daß das Männchen zur Regierung seines Stoßzahnes (der ja dem Weibchen fehlt) eine größere Beweglichkeit des Halses nötig hat.

Im übrigen zeigen die Wirbel so ziemlich dasselbe Aussehen, wie bei No. 1. Wieder finden wir an der Unterseite des Epistropheus die starke Carina, die hier aber auch ebenso stark bei der 3. und 4. V. c. und etwas schwächer bei der 5. und 6. V. c. auftritt. Den längsten und dicksten unteren Querfortsatz hat hier der 6. Halswirbel. Die unteren Querfortsätze der 7. V. c. sind abgebrochen; über ihnen liegt eine schwache Andeutung einer Gelenkfläche für das Köpfchen der 1. Rippe.

Delphinapterus leucas (Pallas). Die Wirbelformel des Skelettes ist C 7, D 11, L 10, Ca 22 = 50, also normal. Die Länge des ganzen Tieres ist 3,32 m, die der Halswirbelsäule 0,161 m, also ca. $^1/_{20}$ der Gesamtlänge und $^1/_{17}$ der Länge der Wirbelsäule, d. h. sie zeigt eine geringere Verkürzung als bei Monodon. Alle Halswirbel sind frei; ihre Maße sind:

	Atlas	Epistr.	3.	4.	5.	6.	7. V. c.	1. V. d.	
Größte Höhe	105	137	97	100	98	97	99	107	mm
„ Breite	188	154	109	103	98	119	147	158	„
„ Länge	36	45	17	15	16	18	23	32	„

Beim Atlas und Epistropheus sind die Längenzahlen so groß, weil bei ersterem sein hinterer Fortsatz, beim Epistropheus der Zahn mitgerechnet ist. Die geringste Länge hat hier die 4. V. c. (bei Monodon die 3. V. c.); bei den folgenden Wirbeln tritt ein immer rascheres Ansteigen der Zahlen ein. Die größte Höhe erreicht seines langen Dornfortsatzes wegen wieder der Epistropheus. Bei der 3.—7. V. c. finden wir nur um geringe Differenzen schwankende Werte, deren Größe von der individuell größeren oder geringeren Höhe ihres Dornrudimentes abhängt. Die größte Breite zeigt der Atlas.

Die Wirbel haben in ihrer Form eine ziemlich große Aehnlichkeit mit denen des Narwales. Die vorderen Gelenkflächen des Atlas sind stark konkav und so schräg gegeneinander gestellt, daß ihre obersten Punkte 78 mm, die unteren inneren Ränder 22 mm voneinander entfernt sind. Wie bei Monodon liegen sie auf diese Weise schräg unter dem Wirbelkanal; ihr oberer Rand springt stark nach vorn und grenzt mit einem kleinen Zapfen das ziemlich tiefe, breite Foramen für den ersten Halsnerven ab. Der Neuralbogen ist flach, von oben nach unten zusammengedrückt; die Stelle des Dornfortsatzes bezeichnet eine geringe Rauhigkeit.

Der Processus transversus zeigt zwei kleine Zipfel, von denen der obere sehr hoch ansitzt und sich nach oben und hinten erstreckt, während der breitere untere nach außen gerichtet ist. Am unteren hinteren Ende des Atlaskörpers findet sich auch hier ein nach hinten verlaufender Fortsatz, der mit dem Epistropheus artikuliert. Sein Ende ist mehrzipfelig und hat offenbar zum Ansatz starker Sehnen gedient, die wohl zum M. longus colli gehört haben.

Der Zahn des Epistropheus ist etwas länger, als beim Narwal; er zeigt eine lange, nach vorn und unten gerichtete Gelenkfläche, die mit dem Fortsatze des Atlas artikuliert. Der Neuralbogen dieses Wirbels ist hoch gewölbt und trägt einen langen, breiten Dornfortsatz, der von einem langen, schmalen, in seiner Längsrichtung liegenden Foramen durchbohrt ist; Neuralbogen und Dorn legen sich stark nach hinten über und bedecken die folgenden 2 Wirbel. Vom Processus transversus superior ist als Rest nur ein kleiner, spitzer Fortsatz geblieben. Der Processus transversus inferior ist ebenfalls kurz, aber breiter und etwas nach hinten geneigt.

Die Neuralbögen der Wirbel 3—7 sind dünn und tragen nur kleine Reste von Dornen; die der 4. und 7. V. c. sind noch am höchsten. Zygapophysen finden sich, wie gewöhnlich, hinten am Epistropheus und vorn und hinten an allen folgenden Wirbeln; ihre Gelenkflächen liegen fast horizontal, was auf eine ziemlich beschränkte Biegungsfähigkeit des Halses in der Richtung von oben nach unten schließen läßt. Die Processus transversi superiores sind bei den Wirbeln 3—5 kurz und spitz und nach unten (bei der 5. V. c. etwas nach vorn) gebogen. Die der 6. und 7. V. c. sind länger und dicker (besonders bei der 7.) und nach unten — vorn gerichtet. Die Processus transversi inferiores sind bei der 3. und 4. V. c. klein und etwas nach oben gerichtet; bei der 5. V. c. erreichen sie auch hier, wie bei dem einen Exemplar von Monodon, ihre stärkste Entwickelung; sie sind ziemlich lang und am Ende knotig verdickt. Bei der 6. V. c. sind sie kürzer, der linke ist ebenfalls knotig, der rechte dünner und kleiner. Bei der 7. V. c. treten sie als kleine spitze Fortsätze an der unteren äußeren Kante des Körpers auf, und schräg über ihnen liegt jederseits völlig getrennt die Gelenkfläche für das Köpfchen der 1. Rippe. Hier zeigt es sich wieder einmal deutlich, daß die beim letzten Halswirbel bei den Walen so oft sich findenden Gelenkflächen mit dem Processus transversus inferior nichts zu tun haben.

Die Bewegungsmöglichkeit der Wirbel scheint etwas größer zu sein, als bei Monodon, besonders zwischen Atlas und Epistro-

pheus; denn hier ist von einer Verzahnung ihrer Neuralbögen, wie sie bei beiden Exemplaren von Monodon vorhanden, keine Spur zu finden; im Gegenteile sind die beiden Neuralbögen recht weit voneinander entfernt.

Phocaena communis Lesson. Hier standen mir drei Skelette und ein frisch getötetes Männchen zur Verfügung.

No. 1. Skelett von 1,482 m Länge. Die Wirbelformel ist C 7, D 12, L + Ca 45 + = 64 +. Die Halswirbelsäule ist 38 mm lang, also ca. $^1/_{39}$ der ganzen Skelettlänge und $^1/_{32}$ der Länge der Wirbelsäule; die Verkürzung ist demnach ziemlich bedeutend. Verschmolzen sind die Wirbel 1—5 mit den Körpern und 1—4 außerdem noch mit den Neuralbögen und Dornfortsätzen. Die Maße sind:

	Atlas	Epistr.	3.	4.	5.	6.	7. V. c.	1. V. d.	
Größte Höhe	57				47	45	59	72	mm
„ Breite	108	83	37	33	34	38	74	64	„
„ Länge	27					4	4,5	9	„

Am meisten reduziert sind, wie gewöhnlich, die mittleren Wirbel. Die große Breite des letzten Halswirbels wird durch sehr lange obere Querfortsätze verursacht. Der bei weitem am besten entwickelte Wirbel ist der Atlas. Die Verschmelzung der ersten 4 Wirbel geht so weit, daß man die Grenzen der einzelnen nur an den seitlichen Oeffnungen für den Durchtritt der Halsnerven erkennen kann. Die aus der Verschmelzung hervorgegangene Masse ist vorn (Atlas) sehr breit, nimmt aber nach hinten rapid an Breite ab.

Die untere Profillinie sowie die längs der Basis des Canalis vertebralis gezogenen Linien laufen beide in einem sanften Bogen schräg nach vorn und unten, d. h. also die Wirbelkörper senken sich, wodurch der Kopf tiefer zu liegen kommt und sich besser der Spindelgestalt des ganzen Körpers anpaßt. Diese Senkung ist bei allen Odontoceten zu beobachten, nur ist sie bei den Formen, die eine starke Verkürzung der Halswirbelsäule zeigen, auf eine kurze Strecke zusammengedrängt, daher steiler und mehr in die Augen fallend.

Die Gelenkflächen des Atlas für die Condylen des Hinterhauptes sind stark konkav und stehen schräg seitlich und unterhalb des Neuralkanales; ihr oberer Abstand ist 66 mm, ihr unterer 8 mm. Ueber dieser Fläche liegt jederseits eine offene Grube für den Austritt des ersten Halsnerven, die nach vorn durch den

scharf vorspringenden oberen Rand der Gelenkfläche begrenzt wird. Der Processus transversus des Atlas entspringt mit breiter Basis in halber Höhe des Wirbels; er ist sehr stark und lang, mit vorn abgeschrägtem stumpfen und rauhen Ende. Die ganze Oberfläche, besonders der Hinterrand ist mit Rauhigkeiten bedeckt; hier müssen also eine ganze Anzahl Muskeln sich angesetzt haben.

Bis zur halben Länge ist mit ihm der Processus transversus des Epistropheus verschmolzen, der sich dann aber trennt und als Crista, deren größte Ausdehnung vertikal liegt, schräg nach hinten verläuft. Bei den Wirbeln 3 und 4 sitzen an den nur aus dünnen, zerbrechlichen Plättchen bestehenden Seitenteilen der Neuralbögen ganz kurze, dünne Lamellen, die Reste der oberen Querfortsätze; bei der 5. und 6. V. c. sind sie etwas stärker und erreichen eine Länge von 3—4 mm. Die 7. V. c. dagegen hat lange, ziemlich schmale und sich am Ende verbreiternde Querfortsätze (von denen der linke der längere ist), die schräg nach vorn gerichtet sind und den Fortsätzen des Epistropheus sehr nahekommen (links bis auf 2 mm).

Processus transversi inferiores treten bei den Wirbeln 3, 4, 5 und 6 auf; sie sind bei der 3. und 4. V. c. sehr klein, bei der 5. und besonders bei der 6. größer und nach vorn und unten gerichtet. Sie verschmelzen an den Spitzen miteinander, während sie an der Basis frei bleiben. Bei der 7. V. c. fehlt ein solcher unterer Querfortsatz; oberhalb der Stelle, an der er sitzen müßte, findet sich eine Gelenkfläche für das Köpfchen der 1. Rippe.

Der gemeinschaftliche Dornfortsatz der ersten 4 Wirbel ist dachartig und legt sich schräg nach hinten. Vorn ist er sehr niedrig (er entsendet dort eine kleine Spitze nach vorn), nimmt aber nach hinten bedeutend an Höhe zu. Die Processus spinosi der 5. und 6. V. c. sind sehr klein und schmiegen sich dicht an den vordersten, der hinten etwas ausgehöhlt ist, an. Der Processus spinosus der 7. V. c. ist der größte; er erreicht eine Höhe von 17 mm, ist schlank und spitz und etwas nach hinten gekrümmt.

An der Unterseite der Halswirbel finden sich verschiedene kurze, unregelmäßige Fortsätze, die bei der 6. und 7. V. c. nur aus kleinen, in der Mittellinie liegenden Tuberkeln bestehen. An den vereinigten Körpern der Wirbel 1—5 aber findet sich ein in der Mittellinie liegender, am Atlas beginnender und nach hinten verlaufender Kiel, der vorn ganz flach ist, nach hinten zu aber immer schärfer hervortritt; sein Ende liegt am Körper der 5. V. c. Zu

beiden Seiten dieses Gebildes liegen außerdem je 3—4 mehrzipfelige, ebenfalls nach hinten gerichtete Leisten.

Die Zygapophysen der ersten 4 Wirbel sind mit in die Gesamtmasse verschmolzen und nicht mehr zu unterscheiden. Bei den folgenden sind die vorderen und hinteren zu einer Platte zusammengeflossen, die fast wagerecht liegt und bei der 5. V. c. sehr dünn, bei den folgenden etwas stärker ist.

Die Foramina für die Halsnerven nehmen kaudalwärts immer mehr an Breite ab und an Länge zu, so daß das Foramen zwischen Atlas und Epistropheus das kürzeste und breiteste, das zwischen der 6. und 7. V. c. gelegene dagegen das schmalste und längste ist.

No. 2. Ein Skelett eines jüngeren Tieres von 1,245 m Länge. Die Wirbelformel ist C 7, D 12, L + Ca 46 = 65. Die Verschmelzung der Halswirbel (Fig. 31) ist etwas anders, indem die 1.—6. V. c. mit den Körpern und die 1.—3. einerseits und die 4.—6. andererseits mit den Dornen verschmolzen sind, während nur die 7. V. c. ganz frei bleibt. Die Länge der Halswirbel ist zusammen 31 mm, also ca. $^1/_{40}$ der ganzen Körperlänge und $^1/_{32}$ der Länge der Wirbelsäule, demnach genau so gering, wie beim ersten Exemplar. Die Maße der Wirbel sind:

	Atlas	Epistr.	3.	4.	5.	6.	7. V. c.	1. V. d.	
Größte Höhe		55			48		49	62	mm
„ Breite	100	67	31	25	24	27	34	56	„
„ Länge			24				5	9	„

Auch hier sind also die mittelsten Wirbel am meisten reduziert. Da es ein jüngeres Tier ist (die Epiphysen der meisten Rumpfwirbel sind noch frei), kann man annehmen, daß im höheren Alter die Dornfortsätze der ersten 6 Wirbel zu einer Masse verschmolzen wären.

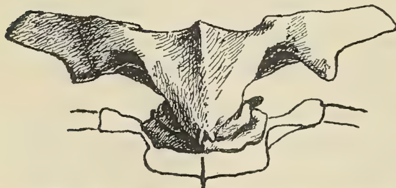


Fig. 31. Phocaena communis, jüngeres Tier. Halswirbel von oben. Orig. $^1/_2$.

Der gemeinsame Processus spinosus der ersten 3 Wirbel ist lang und legt sich ganz flach nach hinten; seine Spitze ist gegabelt. Der der folgenden 3 Wirbel schmiegt sich so dicht in seine ausgehöhlte Rückwand hinein, daß man zunächst an eine Verschmelzung glaubt, die sicher im höheren Lebensalter auch eingetreten wäre.

Die Processus transversi inferiores sind noch kleiner, als bei No. 1, und die Processus transversi superiores der 7. V. c., die

beim ersten Exemplare so besonders stark entwickelt waren, fehlen hier fast ganz (siehe Abbildung); der auf der linken Seite ist der längere.

Die Gelenkflächen des Atlas stehen weniger schräg gegeneinander; ihre obersten Punkte haben einen Abstand von 38 mm, ihre unteren innersten einen solchen von 16 mm. Der Zahnfortsatz des Epistropheus fehlt bei beiden Exemplaren.

No. 3. Ein junges Tier von nur 0,87 m Länge. Die leider nicht unverletzt erhaltene Halswirbelsäule ist 22 mm lang, also ca. $^1/_{39}$ der ganzen Skelettlänge und $^1/_{31}$ der Länge der Wirbelsäule.

Der weitaus größte Wirbel ist wieder der Atlas. Seine vorderen Gelenkflächen bestehen noch aus Knorpel.

Während die Verkürzung der Wirbel bereits fast denselben Grad erreicht hat wie beim Erwachsenen, ist die Verschmelzung noch nicht so weit fortgeschritten. Mit den Körpern sind die ersten 3 (Nähte noch sichtbar), mit den Neuralbögen und Dornen die ersten 2 Wirbel verschmolzen. Die Neuralbögen der Wirbel 3, 4 und 5 fehlen, sind abgebrochen; sie mögen vielleicht untereinander zusammengehangen haben, waren aber nicht mit dem des Epistropheus verwachsen. Völlig frei sind die beiden letzten Halswirbel. Der gemeinschaftliche Dornfortsatz des Atlas und Epistropheus ist breit, flach und schräg nach hinten gerichtet; sein Ende ist stark gegabelt. Der Processus transversus des Atlas fehlt noch fast ganz, da seine knorpelige Spitze bei der Maceration verloren gegangen ist; der des Epistropheus ist mit ihm nicht verschmolzen. Die 6. V. c. zeigt nur ganz kurze obere Querfortsätze und nur Andeutungen von unteren. Die oberen der 7. V. c. sind bedeutend stärker und länger, aber noch wenig nach vorn gerichtet. Diese beiden letzten Wirbel besitzen kurze Dornfortsätze. Die Maße der Wirbel sind:

	Atlas	Epistr.	3.	4.	5.	6.	7. V. c.	1. V. d.	
Größte Höhe	55		—	—	—	42	43	45	mm
„ Breite	71	48	—	—	—	36	50	49	„
„ Länge	11			1	1,5	3	4	6	„

Die Wirbelformel des Skelettes ist C 7, D 12, L + Ca 45 = 64.

No. 4. Das 130 cm lange, frisch getötete Exemplar diente besonders zur Untersuchung der Muskulatur, speziell derjenigen, die sich mit den Halswirbeln verbindet.

Alle wichtigen Muskeln heften sich unter Uebergehung der

hinteren Halswirbel fast allein an den Atlas an. Sein Neuralbogen empfängt in seiner Mitte Fascikel des M. longissimus dorsi und seitlich solche des M. transversarius superior und des M. sacrolumbalis, dreier Muskeln, die sich vom Hinterkörper bis zum Schädel erstrecken. Ferner empfängt hier der unter dem M. longissimus dorsi liegende M. semispinalis, der offenbar den M. rectus capitis in sich aufgenommen hat, neue Fascikel und geht dann zum Hinterschädel. Von kürzeren Muskeln finden am Neuralbogen des Atlas der M. spinalis dorsi und der M. multifidus spinae ihr Ende.

Der stark entwickelte Processus transversus des Atlas dient als Anheftungspunkt für den wichtigen M. levator anguli scapulae und den zur 1. Rippe sich erstreckenden M. scalenus posticus.

An den unteren Bogen des Atlas setzen sich, vom Hinterhaupte kommend, mit wenig Fascikeln der M. rectus capitis anticus major, fast an seinem ganzen Vorderrande der M. rectus capitis anticus minor und an den in der Mitte liegenden Rauhigkeiten der M. longus colli an, der einzige größere Muskel, der auch an die hinteren Halswirbel Fascikel entsendet, die sich an den Rauhigkeiten der Unterseite der Wirbelkörper ansetzen.

Das Charakteristische der Halsmuskulatur von Phocaena ist also die fast völlige Vernachlässigung der hinteren Halswirbel und eine Unterdrückung der kleineren Muskeln durch die gewaltig entwickelte Längsmuskulatur. Die kleinen lokalen Muskeln hätten ja auch gar keinen Zweck, da eine Bewegung der Halswirbel gegeneinander ihrer Verschmelzung wegen doch nicht möglich ist.

Globiocephalus melas (Traill). Das Skelett hat 3,725 m Länge. Es ist ein noch nicht völlig erwachsenes Tier, da die Epiphysen der Wirbel meist noch nicht vollständig verschmolzen sind. Die Wirbelformel ist C 7, D 10, L 14, Ca 28 = 59.

Die Halswirbelsäule ist stark verkürzt, da sie mit 89 mm Länge nur $^1/_{42}$ der ganzen Skelettlänge und $^1/_{35}$ der Länge der Wirbelsäule einnimmt.

Die Verschmelzung der Wirbel ist sehr unregelmäßig und stark unsymmetrisch. Die ersten 5 Halswirbel sind mit den Körpern fest, die 6. V. c. etwas loser verwachsen; die 7. V. c. ist ganz frei. Die 1. und 2. V. c. sind außerdem noch mit den Neuralbögen und Dornfortsätzen vereinigt, doch noch unvollkommen, da zwischen den Neuralbögen noch einige Spalten auf-

treten. Der Neuralbogen der 3. V. c. ist oben offen; seine rechte Hälfte ist mit dem Bogen des Epistropheus, seine linke teilweise mit dem der 4. V. c. verschmolzen. Von den folgenden Wirbeln sind rechts die Bögen der 5. und 6. V. c., links die der 4. und 5. V. c. verwachsen, während der der 4. V. c. rechts frei bleibt und der der 6. links nur mit seiner Zygapophyse mit dem der 5. zusammenhängt. Diese ganze Anordnung läßt darauf schließen, daß bei dem Tiere im höheren Alter wohl die ersten 6 Halswirbel auch mit den Neuralbögen vollständig verwachsen wären. Die Maße der Wirbel sind:

	Atlas	Epistr.	3.	4.	5.	6.	7. V. c.	1. V. d.	
Größte Höhe	161 (Atlas + Epistr.)		—	114 (4. + 5.)		123	110	143	mm
„ Breite	250	172	122	95	91	97	141	177	„
„ Länge	67 (Atlas bis 5.)					7	12	24	„

Bei weitem am stärksten ist also der besonders in die Breite entwickelte Atlas. Die Breiten der 3.—7. V. c. sind ziemlich gleich gering; die Zahlen variieren nur etwas wegen der verschiedenen Länge der Querfortsätze. Die Länge nimmt bei den hintersten Wirbeln schnell zu.

Der Atlas trägt vorn 2 mächtige, stark konkave Gelenkflächen für die Condylen des Hinterhauptes; sie stehen sehr schräg zueinander, da die obersten Punkte 94 mm, die unteren innersten aber nur 16 mm voneinander entfernt sind, und kommen dadurch seitlich unter den Neuralkanal zu liegen. Der Neuralbogen ist ziemlich flach; sein mit dem des Epistropheus verschmolzener Dorn ist relativ dünn (mit etwas verdicktem Ende) und schräg nach hinten gerichtet. Die in halber Höhe des Wirbels ansitzenden Processus transversi sind stark, spitz zulaufend und gerade nach außen gerichtet. Die des Epistropheus sind nur an der Basis mit denen des Atlas verwachsen, dann durch eine tiefe Rinne von ihnen getrennt; sie sind spitz und schräg nach hinten gerichtet.

Die Processus transversi der folgenden Wirbel 3—6 sind dünne, zerbrechliche, vertikal stehende Platten, die nur wenig nach der mittelsten hin konvergieren. Bei der 7. V. c. sind sie etwas dicker, bedeutend länger und schräg nach vorn gerichtet. Die Processus transversi inferiores treten beim 5., 6. und 7. Wirbel auf und bestehen aus kielartigen Hervorragungen. Bei der 7. V. c. liegt über ihnen die Gelenkfläche für das Rippenköpfchen. Ein Dornfortsatz tritt außer bei den 2 ersten Wirbeln nur noch bei der 6. V. c. auf.

Die Unterseite der 3 vordersten verschmolzenen Körper zeigt einen medianen, breiten, zipfeligen, nach hinten gerichteten Fortsatz, gewissermaßen eine Vergrößerung der bei Phocaena beobachteten Carina, ein Fortsatz, der in seiner Gestalt stark an den unteren hinteren Atlasfortsatz erinnert, der bei Delphinapterus, Monodon und den Platanistiden auftritt. Zu beiden Seiten von ihm liegen starke Rauhigkeiten, welche ebenfalls nach hinten kleine Zipfel aussenden; es sind die Ansatzpunkte des M. longus colli. Die Bewegung der Halswirbel kann nicht bedeutend sein.

Tursiops tursio (Fabr.). Das Breslauer Museum ist im Besitze von 2 Skeletten.

No. 1 ist ein älteres Tier, doch sind die Nähte der Wirbelepiphysen noch sehr deutlich zu erkennen. Seine Länge ist 2,81 m. Die Halswirbelsäule mißt 78 mm, ist also ca. $^1/_{33}$ der ganzen Körperlänge und $^1/_{29}$ der Länge der Wirbelsäule, demnach relativ wenig verkürzt. Dementsprechend sind auch nur sehr wenig Wirbel, nämlich Atlas und Epistropheus, miteinander verwachsen, die anderen völlig frei; auch erstreckt sich die Verschmelzung bei diesem Exemplare nur auf die Körper dieser 2 Wirbel, während die Neuralbögen frei bleiben. Die Maße der Wirbel sind:

	Atlas	Epistr.	3.	4.	5.	6.	7. V. c.	1. V. d.	
Größte Höhe	115	87	83	80	82	78	90	108	mm
„ Breite	176	107	67	66	64	63	119	139	„
„ Länge	37		7	8	8	10	8	18	„

Am stärksten ist wieder der Atlas entwickelt; sein Körper und der mit ihm verschmolzene des Epistropheus nehmen zusammen fast die Hälfte der Länge der ganzen Halswirbelsäule ein. Bezüglich des für die 7. V. c. angegebenen Längenmaßes ist zu erwähnen, daß dieser Wirbel gerade in der Mittellinie seiner Basis am kürzesten, an den Seiten beinahe doppelt so lang ist. Die regellos schwankenden Zahlen für die Höhen der Wirbel 3—6 hängen von der wohl individuell sehr verschiedenen Höhe der rudimentären Dornfortsätze ab, ebenso die Breitenzahlen von der nach hinten zu abnehmenden Länge der sehr kurzen Querfortsätze.

Der Atlas trägt vorn zwei große konkave Gelenkflächen für die Hinterhauptscondylen, die sehr schräg (ihre obersten Punkte sind 69 mm voneinander entfernt, während sich die Flächen unten bis auf 10 mm nähern) und so tief liegen, daß ihre oberen Ränder nur wenig über die untere Begrenzungslinie des Neuralkanales hervorragen. Diese Ränder springen ziemlich stark hervor, wo-

durch über ihnen eine Grube für den ersten Halsnerven entsteht. Der Neuralbogen mit seinem ziemlich schwachen, an der Spitze etwas gegabelten Dornfortsatze lehnt sich stark nach hinten und überdeckt die folgenden 2 Wirbel. Die Processus transversi sind stark, aber ziemlich kurz.

Der Neuralbogen des Epistropheus ist unverschmolzen und oben offen; er lehnt sich dicht an den des Atlas an. Die Processus transversi sind kurz, nach hinten gerichtet und seitlich zusammengedrückt. Von einem Zahnfortsatze ist keine Spur zu entdecken.

Die folgenden Wirbel 3—6 sind einander sehr ähnlich; ihre Neuralbögen sind dünn, legen sich nach hinten über und entbehren fast völlig der Dornfortsätze. Die vorderen und hinteren Zygapophysen jeder dieser Wirbel sind zu einer schräg nach oben-hinten-außen gestellten Platte geworden. Die oberen Querfortsätze sind kurz, dünn und spitz; sie nehmen bei den hinteren Wirbeln an Länge ab. Die unteren sind bei der 3. und 4. V. c. kurz und etwas nach oben und vorn gerichtet, bei der 5. V. c. etwas länger und am Ende knotig verdickt; bei der 6. und 7. V. c. fehlen sie ganz. Oberhalb der Stelle, an der sie sitzen müßten, findet sich bei der 7. V. c., wie gewöhnlich bei den Cetaceen, eine Gelenkfläche für das Rippenköpfchen. Der Processus transversus superior des letzten Halswirbels ist bedeutend länger als sein Vorgänger, aber nur wenig nach vorn gerichtet; er lehnt sich eng an den des 1. Rückenwirbels an.

An der Unterseite der vereinigten Körper der 2 vordersten Wirbel finden sich in der Mittellinie eine ganze Reihe von Rauhigkeiten und nach hinten gerichteten kleinen Zipfeln, die wohl zum Ansatz des M. longus colli gedient haben.

Zwischen Kopf und Atlas ist die Bewegungsmöglichkeit wahrscheinlich relativ groß, zwischen den einzelnen Wirbeln aber klein; es kann sich da nur um eine ganz geringe Nick- und Drehbewegung handeln. Eine seitliche Bewegung wird wohl bei der eigentümlichen Stellung der Zygapophysen fast unmöglich sein.

Die Wirbelformel dieses Exemplares ist: C 7, D 13, L 17, Ca 28 = 65.

No. 2 ist ein Skelett von 2,21 m Länge; es handelt sich hier um ein jüngeres Tier, da die meisten Epiphysen noch frei sind, unter anderem auch beim 3.—7. Halswirbel. Die Wirbelformel des Tieres ist C 7, D 13, L 16, Ca 27 = 63. Die Halswirbel haben eine Länge von 66 mm, sind also ebenfalls ca. $^{1}/_{33}$ der ganzen

Körperlänge und $^1/_{26}$ der Länge der Wirbelsäule. Verschmolzen sind nur Atlas und Epistropheus, aber nicht nur mit den Körpern, sondern auch mit den Dornfortsätzen. Die Neuralbögen sind zwar noch frei, man muß aber annehmen, daß sie im höheren Alter auch verschmolzen wären. Die Maße der Wirbel sind:

	Atlas	Epistr.	3.	4.	5.	6.	7. V. c.	1. V. d.
Größte Höhe	105		79	85	87	86	92	100 mm
„ Breite	160	112	70	69	67	67	88	106 „
„ Länge	38		4	4	5	6	8	16 „

Auch hier sehen wir, wie die Länge der rudimentären oberen Querfortsätze und damit die Wirbelbreite bei den Wirbeln 3—6 immer mehr abnimmt. Die Wirbel sind, da es sich um ein jüngeres Tier handelt, weicher in der Form, als beim größeren Exemplare, was besonders beim Atlas zum Ausdruck kommt. Die vorderen Gelenkflächen dieses Wirbels sind auch noch nicht so stark konkav, auch ist ihre Stellung nicht ganz so schräg, wie bei No. 1; ihre höchsten Punkte sind 67 mm, ihre unteren innersten 11 mm voneinander entfernt. Die Processus transversi des Atlas sind noch kleiner und schwächer. Der gemeinsame Dornfortsatz der ersten beiden Wirbel ist weniger schräg nach hinten gebogen, ziemlich lang und oben stark gegabelt. Vom Epistropheus ist der Neuralbogen und der obere Teil der Querfortsätze frei, der untere verschmolzen. Zygapophysen treten hinten am Epistropheus und vorn und hinten bei allen folgenden Halswirbeln auf; sie haben dieselbe oben beschriebene schräge Stellung. Die Processus transversi superiores der Wirbel 3—6 sind relativ länger, als die des älteren Tieres, und etwas nach unten gekrümmt. Ebenso sind die Processus transversi inferiores stärker, sie finden sich beim 3. Wirbel nur auf der rechten Seite, beim 4. und 5. beiderseits, sind am Ende dick und nach vorn und oben gerichtet; die der 5. V. c. sind die längsten. Ganz fehlen sie bei der 6. und 7. V. c.; bei letzterer tritt wieder die Gelenkfläche für das Rippenköpfchen auf. Die Processus transversi superiores der 7. V. c. sind relativ kürzer, die Dornfortsätze der 5 hinteren Wirbel relativ länger, als bei dem größeren Exemplar.

Lagenorhynchus acutus Gray. Das Skelett hat eine Länge von 2,36 m. Die Wirbelformel ist C 7, D 14, L + Ca 58 + = 79 +. Da aber wahrscheinlich 2 Schwanzwirbel fehlen, würde die Wirbelzahl 81 betragen. Die Epiphysen aller Wirbel sind völlig verschmolzen, das Tier muß also wohl erwachsen sein.

Die Halswirbelsäule ist 58 mm lang, d. h. $^1/_{41}$ der ganzen Skelettlänge und $^1/_{33,5}$ der Länge der Wirbelsäule, also ziemlich stark verkürzt. Die Zahl der verschmolzenen Wirbel ist entsprechend größer, als bei Tursiops; es sind 1—3 mit den Körpern und 1—4 mit den Neuralbögen und Dornfortsätzen verwachsen. Die Maße der Wirbel sind:

	Atlas	Epistr.	3.	4.	5.	6.	7. V. c.	1. V. d.
Größte Höhe		110 (Atlas bis 4.)			81	78	82	101 mm
„ Breite	146	126	49	49	54	49	55	121 „
„ Länge		35 (Atlas bis 3.)		3	5	6	7	11 „

Die 3 vordersten miteinander verschmolzenen Wirbel nehmen also mehr als die Hälfte der Länge der ganzen Halswirbelsäule ein. Die folgenden, 4—7, sind sehr dünn und einander ähnlich; sie nehmen nach hinten nur langsam an Länge zu. Die größte Breite zeigt wieder der Atlas, doch kommt ihm der Epistropheus in dieser Beziehung recht nahe.

Der Atlas trägt vorn 2 große, stark konkave Gelenkflächen, die sehr schräg zueinander stehen; während ihre obersten Punkte 50 mm voneinander entfernt sind, nähern sie sich unten bis auf 5 mm. Der obere Rand der Fläche springt stark hervor und begrenzt so eine für den ersten Halsnerven bestimmte tiefe Grube, die durch einen vom Neuralbogen nach vorn entsandten kleinen Fortsatz noch mehr abgeschlossen wird; man gewinnt den Eindruck, als ob die Grube durch Knorpel zu einem Kanal geschlossen gewesen wäre. Der Querfortsatz des Atlas ist ziemlich lang, von oben nach unten zusammengedrückt, am Ende verdickt und nach außen und oben gerichtet. Der des Epistropheus ist nicht viel kürzer, fast bis zum Ende mit dem des Atlas verschmolzen, zugespitzt und nach hinten gerichtet. Der gemeinsame Dorn der ersten 4 Wirbel, an dem übrigens noch durch schwache Furchen die Grenzen der letzten 2 Dornen angezeigt werden, beginnt am Atlas als scharfer Kiel, wird dann dicker und lehnt sich stark nach hinten; seine Spitze liegt senkrecht über dem Dorn des 7. Wirbels.

Die Neuralbögen der folgenden freien Wirbel sind dünn und lehnen sich nach hinten über; ihre Dornfortsätze sind relativ lang, spitz und nach oben und hinten gerichtet. Die Processus transversi superiores dieser Wirbel bestehen nur aus 1—2 mm langen, ganz unregelmäßigen Erhebungen; die der 7. V. c. sind nur wenig länger. Von den unteren Querfortsätzen sind nur die der 6. V. c. vorhanden; diese sind verhältnismäßig lang und dick und nach

außen-oben-vorn gerichtet. Die Zygapophysen sind fast ganz rudimentär und sehr unregelmäßig; nur die der beiden letzten Halswirbel sind einigermaßen entwickelt und nach oben, außen und hinten gewandt.

Am Unterrande der verschmolzenen Körper der ersten 3 Wirbel zeigen sich unregelmäßige Rauhigkeiten, die wohl zum Ansatz des M. longus colli gedient haben.

Eine Bewegung kann eigentlich nur zwischen Kopf und Atlas und in sehr geringem Grade zwischen dem letzten Hals- und dem 1. Brustwirbel möglich sein.

Tursio borealis (Peale). Das Skelett hat eine Länge von 1,85 m. Seine Wirbelformel ist C 7, D 14, L + Ca 61 = 82. Die Halswirbelsäule ist mit 63 mm Länge $^{1}/_{29}$ der ganzen Körperlänge und $^{1}/_{24}$ der Länge der Wirbelsäule. Die Verkürzung ist also recht gering. Nur die beiden ersten Halswirbel sind mit Körpern, Neuralbögen und Dornen verschmolzen, alle anderen zwar sehr dünn, aber völlig frei. Die Maße der Wirbel sind:

<table>
<tr><th></th><th>Atlas</th><th>Epistr.</th><th>3.</th><th>4.</th><th>5.</th><th>6.</th><th>7. V. c.</th><th>1. V. d.</th><th></th></tr>
<tr><td>Größte Höhe</td><td colspan="2">82</td><td>52</td><td>51</td><td>51</td><td>52</td><td>55</td><td>78</td><td>mm</td></tr>
<tr><td>„ Breite</td><td>125</td><td>92</td><td>60</td><td>58</td><td>55</td><td>60</td><td>83</td><td>89</td><td>„</td></tr>
<tr><td>„ Länge</td><td colspan="2">24</td><td>5</td><td>6</td><td>7</td><td>8</td><td>10</td><td>13</td><td>„</td></tr>
</table>

Die ersten beiden verschmolzenen Wirbel nehmen also nur ca. $^{2}/_{5}$ der Länge der Halswirbelsäule ein.

Die vorderen Gelenkflächen des Atlas sind ziemlich groß, doch wenig konkav; sie stehen sehr schräg zueinander und seitlich unter dem Neuralkanal. Sie nähern sich unten bis auf 2 mm; ihre obersten Punkte sind 51 mm voneinander entfernt. Die Processus transversi des Atlas sind ziemlich stark, gerade nach außen gerichtet und von vorn-oben nach hinten-unten zusammengedrückt; das Ende ist abgerundet. Der Neuralbogen ist nicht sehr hoch gewölbt. Der gemeinsame Dorn der ersten beiden Wirbel beginnt vorn am Atlas als scharfer Kiel und wird dann zu einem dünnen, aber festen Stab, der sich nach hinten überlehnt. Der Processus transversus des Epistropheus ist bis zur Hälfte seiner Länge mit dem des Atlas verschmolzen; sein freies Ende ist scharf zugespitzt und richtet sich nach außen und ein wenig nach oben.

Die folgenden Wirbel sind sehr dünn, ihre Neuralbögen nach hinten übergelehnt. Hinten am Epistropheus und vorn und hinten an allen folgenden Halswirbeln treten recht gut entwickelte Zygapophysen auf, deren Flächen schräg nach außen, hinten und oben

	Grad der Verkürzung		Grad der Verschmelzung	Zahl aller Wirbel	Nahrung	Größe bis m
	V. c.: Körperlänge	V. c.: Wirbelsäule				
Balaenidae	$\frac{1}{43}$—$\frac{1}{50}$	$\frac{1}{31}$—$\frac{1}{39}$	1—7 (1. V. d.) verschmolz.	43—58	Plankton	20
Agaphelidae			alle frei			15
Balaenopteridae	$\frac{1}{26}$—$\frac{1}{32}$	$\frac{1}{20}$—$\frac{1}{23}$	meist alle frei	49—64	Fische und Plankton	30
Physeterinae: Physeter	$\frac{1}{38}$—$\frac{1}{50}$	$\frac{1}{28}$—$\frac{1}{36}$	nur Atlas frei, 2—7 (1. V. d.) verschmolz.	50—52	Kephalopoden (Kraken)	20
Physeterinae: Kogia	ca. $\frac{1}{43}$	ca. $\frac{1}{34}$	1—7 verschmolzen	51—54		4
Ziphiinae: Hyperoodon	ca. $\frac{1}{40}$	ca. $\frac{1}{31}$	meist 1—7 verschmolz.	42—45	Kephalopoden	10
Ziphiinae: Ziph., Mesopl., Berardius	ca. $\frac{1}{35}$	$\frac{1}{24}$—$\frac{1}{29}$	1—2 bis 1—6 verschmolzen	46—49	Kephalopoden	5—10
Platanistinae	$\frac{1}{13}$—$\frac{1}{18}$	ca. $\frac{1}{12}$	alle frei	51—52	Krebse, Fische	4
Iniinae	$\frac{1}{16}$—$\frac{1}{18}$	$\frac{1}{11}$—$\frac{1}{12}$	alle frei	41—42	Kephalop., Fische	3
Delphinapteridae	$\frac{1}{20}$—$\frac{1}{26}$	$\frac{1}{17}$—$\frac{1}{23}$	meist alle frei	50—53	Kephalop., Holothur., Fische	6
Phocaeninae: Phocaena	ca. $\frac{1}{40}$	ca. $\frac{1}{31}$	1—6 verschmolzen	63—98	Kephalop., Fische	2
Phocaeninae: Neomeris			1—2 verschmolzen	63	Fische	1,5
Delphininae: Orcella	$\frac{1}{20}$—$\frac{1}{22}$	$\frac{1}{17}$—$\frac{1}{18}$	1—2 verschmolzen	63	Fische	2
Delphininae: Delphin., Turs. etc.	$\frac{1}{28}$—$\frac{1}{46}$	$\frac{1}{22}$—$\frac{1}{33}$	1—2 (3) verschmolz.	65—92	Fische	3
Delphininae: Orca	ca. $\frac{1}{27}$	ca. $\frac{1}{23}$	1—2 bis 1—6 verschmolzen	52—54	Meeressäuger	9
Delphininae: Globioc., Grampus, Pseud.	$\frac{1}{39}$—$\frac{1}{52}$	$\frac{1}{32}$—$\frac{1}{43}$	1—5 bis 1—7 verschmolzen	57—68	Kephalopoden	6
Squalodontidae			alle frei			
Zeuglodontidae			alle frei			20

gerichtet sind, was nur eine sehr geringe Dreh- und eine etwas größere Nickbewegung ermöglicht haben wird. Die oberen Querfortsätze der Wirbel 3—6 sind sehr dünn, rundlich, relativ lang und nach unten gebogen; die der 7. V. c. sind länger, wenig dicker und lehnen sich an die des 1. Rückenwirbels an. Untere Querfortsätze sind bei den Wirbeln 3—6 vorhanden; bei der 7. V. c. tritt wieder jederseits eine Gelenkfläche auf. Diese unteren Fortsätze sind bei der 3. und 4. V. c. sehr dünn und nach oben gerichtet und scheinen mit den oberen durch Knorpel verbunden gewesen zu sein; bei der 3. V. c. ist diese Verbindung durch Knochen hergestellt, so daß jederseits ein völlig geschlossener Ring entsteht. Bei der 4. V. c. sind die Spitzen der oberen und unteren Fortsätze nur durch einen ganz schmalen Zwischenraum getrennt; sie waren wohl ebenfalls durch Knorpel verbunden. Bei der 5. und 6. V. c. sind die Processus transversi inferiores dicker und nach oben und vorn gerichtet. Die Dornfortsätze der 3., 4. und 5. V. c. sind sehr kurz, die der folgenden 2 nur wenig länger.

An der Unterseite der vereinigten Körper der 2 vordersten Wirbel findet sich wieder ein ziemlich starker Kiel und seitlich von ihm starke Rauhigkeiten: wieder die Ansatzstelle des M. longus colli.

Vorstehende Tabelle auf p. 229 enthält in kurzer Zusammenstellung die wichtigsten Eigenschaften der Halswirbel der Wale nebst anderen Angaben, die für die Beurteilung ihrer Form und Funktion wichtig sind.

B. Biologischer Teil.

Vergegenwärtigen wir uns noch einmal die beschriebenen Formen der Halswirbelsäule, so fällt uns sofort zweierlei auf, erstens, daß die Gestalt der Cetaceen-Halswirbel von der sonst bei den Säugetieren sich findenden meist bedeutend abweicht, und zweitens, daß diese Wirbel eine große Mannigfaltigkeit der Gestaltung zeigen. Fast bei jeder Gattung sieht die Halswirbelsäule etwas anders aus, und obgleich die Zahn- und Bartenwale nach der Ansicht hervorragender Forscher nicht näher miteinander verwandt sind, die ersteren vielmehr seit längerer Zeit im Wasser leben, zeigen doch die Halswirbel beider Ordnungen keine größeren Unterschiede, als die der einzelnen Familien derselben Ordnung, ja manche Zahn- und Bartenwale weisen sogar ganz

auffallende Aehnlichkeiten miteinander auf, aus denen manche Forscher auf verwandtschaftliche Beziehungen hatten schließen wollen.

Welches können nun die Ursachen einerseits der starken Abweichungen vom Normaltypus der Halswirbel und andererseits der großen Mannigfaltigkeit in der Form sein?

Die Form jedes Organes wird durch seine Funktion bestimmt, jede Funktion ist aber die Folge des Einwirkens von Kräften. Ist also die Form anders, als gewöhnlich, so müssen auch die Funktion und damit die sie bildenden Kräfte andere sein, d. h. auf die Halswirbel der Wale müssen Kräfte wirken, die bei Tieren mit anders gebauten Halswirbeln gar nicht, oder in anderer Weise in Tätigkeit treten. Die Mannigfaltigkeit der Formen weist ferner darauf hin, daß die Halswirbel bei den verschiedenen Familien und Arten eine verschiedene Funktion haben, daß an sie verschiedene Anforderungen gestellt werden.

Jeder Knochen und jeder Muskel ist nun in seiner Form die Resultante einer ganzen Reihe von Komponenten; besonders die Größe und Schwere der zu bewegenden Teile, die Art der beabsichtigten Bewegung und das Medium, gegen welches die Bewegung gerichtet ist, üben eine große Wirkung auf ihre Form aus.

Die nur im Wasser mögliche ungeheure Größenentwickelung der Bartenwale mußte zunächst bewirken, daß alle Knochen und Muskeln massiger wurden. Das Medium des Wassers erheischte neben Schaffung von Schwimmorganen eine Aenderung der ganzen Körperform, und so entstand die interessante Konvergenzerscheinung, daß die Wale Fischform annahmen, d. h. annähernd die Form eines parabolischen Rotationskörpers, der ja jedem in der Richtung der Abscissenachse, in diesem Falle also von vorn, wirkenden Drucke die Fläche des geringsten Widerstandes darbietet. Dadurch wurden Kräfte gespart und eine schnelle Bewegung ermöglicht, weshalb diese Körperform auch am reinsten bei schnellschwimmenden Tieren auftritt.

Die beabsichtigte Bewegung war, besonders je nach den Eigenschaften der Nahrung, sehr verschieden; und so finden wir unter den Cetaceen gedrungene, wenig bewegliche Körper bei Tieren, die sich in bequemer Weise z. B. von massenhaft vorhandenem Plankton nähren, langgestreckte, vielwirbelige, geschmeidige dagegen besonders bei Fischfängern.

Wir müssen annehmen, daß die von den landbewohnenden Vorfahren ererbten Halswirbel normal gebaut waren.

Bei Landtieren hat nun die Halswirbelsäule drei Hauptaufgaben; sie dient als Bindeglied zwischen Kopf und Rumpf, als Stütz- und als Bewegungsorgan. Die erste mußte naturgemäß auch bei Annahme des Wasserlebens bleiben, die zweite und dritte dagegen wurden verändert. Wie auf alle anderen Skelettteile mußten auch auf die Halswirbel die oben erwähnten Einflüsse der Masse, des Mediums und der erforderlichen schnelleren Bewegung wirken.

Wurden die Größenverhältnisse des Tieres verändert, so mußte auch die Größe der Halswirbel zu- oder abnehmen.

Das Medium des Wassers hatte entsprechend seinen physikalischen Eigenschaften unmittelbar zwei Wirkungen; vermöge seiner Tragfähigkeit entlastete es die Tätigkeit des Halses als Träger des Kopfes und infolge seiner größeren Dichte erhöhte es den Widerstand, den die Tiere bei der Fortbewegung zu überwinden hatten, übte also trotz der Spindelform des Körpers einen größeren Druck auf den Kopf und weiter auf die Halswirbelsäule aus, als die Luft, besonders da die propulsorische Kraft im Schwanze konzentriert wurde.

Die hauptsächlich von den Eigenschaften der Nahrung geforderte Bewegung verlangte entsprechend der Körperform bei manchen Tieren einen beweglichen Hals, bei anderen war dieser unnötig oder unvorteilhaft.

Was waren nun die Folgen dieser Einflüsse? Verliert ein Organ seine Funktion, so tritt eine Unterernährung desselben ein, und die Widerstandskraft gegen andere Einflüsse vermindert sich, ein Fall, der sich bei den Halswirbeln aller Cetaceen findet.

Die wichtige Funktion des Kopftragens ging eigentlich ganz verloren; das besorgte ja jetzt das Wasser. Wurde nun noch die zweite wichtige Tätigkeit, den Kopf zu bewegen, reduziert oder ganz aufgehoben, so blieb nur noch die passive des Verbindens von Schädel und Rumpf übrig. Eine Atrophie war unausbleiblich, und die Folge war zunächst, daß die Halswirbel dem infolge des Wasserwiderstandes auf sie wirkenden Druck nachgaben. So kam es zu Reduktionserscheinungen, die besonders aus einer Verkürzung der Halswirbelsäule bestehen. Dazu kam noch der starke Zug, den die infolge des Wasserlebens so stark entwickelten Längsmuskeln ausübten. Da diese sich bei den meisten Cetaceen vorn unter Ueberspringen der mittleren und hinteren Halswirbel nur an Atlas und Epistropheus und dann an den Schädel anheften, wurden die hinteren Halswirbel zwischen zwei

gegeneinander gezogene Punkte geklemmt und mußten besonders stark reduziert werden. Noch drei andere Umstände waren dieser Verkürzung des Halses günstig. Erstens konnte bei einem kurzen Halse der Halseinschnitt, der die parabolische Linie unterbrochen und so den Widerstand des Wassers verstärkt hätte, mit weniger Muskel und Fett beseitigt werden (die Natur erreicht ja alles mit möglichst wenig Material und Kraft), zweitens konnte dadurch die Vorderextremität ganz nahe an den Kopf rücken, was für ihre Tätigkeit der Steuerung günstig war, und drittens erhielt der Hals durch die Verkürzung eine erhöhte Festigkeit, was für eine ganze Reihe von Arten sehr erwünscht war. Dieser letzte Punkt wird weiter unten eingehender besprochen werden.

Da die Halswirbel aller Cetaceen an Funktion und damit an Widerstandskraft verlieren mußten und die erwähnten zusammendrückenden Kräfte überall wirkten, trifft man diese Verkürzung der Halswirbelsäule auch bei allen Walen an, wenn sie auch infolge sekundärer Einflüsse, die noch zu erläutern sind, bei den einen stärker, bei den anderen geringer ist. Sie ist also nicht eine ausschließliche Folge des beim Schwimmen zu überwindenden Wasserwiderstandes, sondern die Vorbedingung für ihr Auftreten ist die erwähnte Verringerung der Funktion der Wirbel; dementsprechend ist dort, wo ein Hauptteil der Funktionen erhalten geblieben ist, die Verkürzung geringer, während sie bei allen Walen fast gleich und zwar ziemlich klein sein müßte, wenn nur der auf alle ziemlich gleich wirkende Wasserwiderstand die Ursache wäre, und die Funktionsänderungen gar keine Rolle spielten.

Daß nun der Grad der Verkürzung so außerordentlich verschieden ist, liegt an sekundären Einflüssen. Die ursprünglich verhältnismäßig lange Halswirbelsäule der Wale konnte einer starken Verkürzung nur unter zwei Bedingungen entgehen; erstens, wenn der auf sie ausgeübte Druck nicht allzu stark war, d. h. bei langsam schwimmenden Tieren, oder zweitens, wenn die eine der beiden wichtigen Funktionen erhalten bleiben mußte, nämlich wenn die Tiere einen gut beweglichen Hals brauchten, um ihre behende, schnell entschlüpfende Beute, z. B. Fische, zu fangen. So sehen wir, wie alle eigentlichen Delphine, wie Delphinus, Tursio, Steno, Tursiops u. s. w., und auch die Delphinapteriden, die sich hauptsächlich von Fischen nähren, einen relativ langen und beweglichen Hals behalten haben.

Trafen beide Bedingungen ein, so mußte der Hals besonders lang und beweglich bleiben, ein Fall, der bei den langsam schwimmen-

den, fischefressenden Platanistiden vorliegt, bei denen sich denn auch die längsten unter den Cetaceen vorkommenden Halswirbel finden.

War nun keine oder nur eine der eben erwähnten die Verkürzung hindernden Bedingungen vorhanden, so mußten die Halswirbel dem Drucke nachgeben. Daher finden wir erstens bei schnellschwimmenden Gattungen, wie Phocaena, Globiocephalus, Pseudorca, Grampus u. s. w., und zweitens bei solchen, die von leichter zu erlangender Nahrung leben, wie bei den Cephalopoden fressenden Ziphiinen, eine bedeutend stärkere Verkürzung. Bei Grampus z. B. ist die Halswirbelsäule in einem extremen Falle nur $^{1}/_{52}$ der ganzen Körperlänge.

Die starke individuelle Variation, die wir bei den Halswirbeln der Cetaceen finden, wird wohl zum Teil darauf zurückzuführen sein, daß die Veränderung ihrer Form noch im Fluß, noch nicht abgeschlossen ist, sodann aber auch darauf, daß es sich um reduzierte Organe handelt; sie kommt dementsprechend auch bei den rudimentärsten Wirbelteilen am deutlichsten zum Ausdruck, da diese bei ihrer Funktionslosigkeit an keine bestimmte Form gebunden sind.

Die erste Ursache ist wohl bei den Fällen anzunehmen, wo der Grad der Verkürzung der Halswirbelsäule individuell verschieden, und da, wo die Zahl der verschmelzenden Wirbel sehr veränderlich ist, wie bei Globiocephalus melas, bei dem sich, wie oben erwähnt, auch bei ganz alten Exemplaren eine Verschmelzung nur der ersten 4 Wirbel findet. Mit ihrer Natur als stark reduzierter Organe hängt aber die Veränderlichkeit einzelner Wirbelteile zusammen, wie der Neuralbögen, die bei manchen Arten oben offen bleiben, der Quer- und Dornfortsätze der mittleren und hinteren Wirbel, die oft ganz fehlen. Daraus erklärt sich auch die auffällige, völlig regellose Asymmetrie dieser Teile, besonders der Quer- und Gelenkfortsätze, die auf der einen Körperseite immer etwas anders aussehen, als auf der anderen.

Von allen diesen Reduktionserscheinungen werden, wie wir gesehen haben, eigentlich nur die hinteren Halswirbel, also 3—7, betroffen; im Gegensatz zu diesen gewinnen die beiden ersten Wirbel, Atlas und Epistropheus, desto mehr an Größe, je mehr die hinteren verkleinert werden; denn sie erleiden keinen Verlust, sondern eine Steigerung ihrer Funktionen.

Einmal haben sie bei stark verkürzten Halswirbelsäulen alle wichtigen Fascikel der Längsmuskulatur, die über alle Halswirbel verteilt waren, auf sich konzentriert, sind also für den

Organismus wichtig und werden daher gut ernährt, besonders ihre Fortsätze sind verstärkt; und zweitens wirkt mittelbar die veränderte Form des Schädels günstig auf sie ein. Dieser verbreiterte auf Kosten der vorderen Teile seine hintere Fläche, um den großen Längsmuskeln eine breite Basis zum Anheften zu bieten. Den Ansprüchen nun, einen derartig vergrößerten Hinterschädel zu stützen, ein seitliches Ausweichen desselben beim Schwimmen zu verhindern, konnte ein kleiner Atlas nicht genügen; seine vordere Fläche und der ganze Wirbel vergrößerten sich mit dem Wachsen des Hinterschädels, und meist wurde noch der Epistropheus durch Vergrößerung und Verschmelzung mitherangezogen.

So zeigen Atlas und Epistropheus das Bestreben, die Stelle der ganzen Halswirbelsäule zu vertreten. Auf diese Weise tritt eine Materialersparnis ein, und es bereiten sich durch diesen offenbar noch nicht abgeschlossenen Vorgang Verhältnisse vor, wie sie sich bei den Fischen finden, wo nur ganz wenig Halswirbel vorhanden sind.

Bei langen Halswirbelsäulen mit unverschmolzenen Wirbeln haben auch noch die hinteren einige Muskelfascikel behalten, und Atlas und Epistropheus sind relativ klein.

Neben den betrachteten Reduktionserscheinungen, die das Charakteristikum der Cetaceenhalswirbel sind, treten noch andere, besonders Verfestigungserscheinungen auf, die, nicht bei allen Arten sich findend, eine große Mannigfaltigkeit zeigen, also die Folgen verschiedenartiger Einflüsse sein müssen.

Eine solche Verfestigung des Halses wird besonders in zwei Fällen eintreten, erstens, wenn es darauf ankommt, dem Tiere ein besonders schnelles Schwimmen zu ermöglichen, denn in diesem Falle muß der als Spitze eines durch die Schwanzflosse bewegten Bohrers wirkende Kopf sehr fest und möglichst unbeweglich mit dem Rumpfe verbunden sein, damit mit möglichst geringer Muskelanstrengung jede Abweichung des Kopfes aus der Längs- d. h. Schwimmrichtung, die einen Kraftverlust bedeuten würde, ausgeschaltet wird.

Der zweite Fall ist der, daß ein plumper Vorderkörper, hier kommt es besonders auf einen plumpen Kopf an, von einer von hinten wirkenden Kraft, hier der Schwanzflosse, vorwärts getrieben wird. Bei einem solchen Mechanismus liegt auch bei langsamem Schwimmen die Gefahr nahe, daß der Kopf seitwärts abgelenkt wird, da er ja mit seiner großen Fläche dem Wasser zu viel Widerstand bietet. Um dies zu verhindern, stehen zwei Wege

offen, entweder die Halsmuskulatur muß ungeheuer verstärkt werden, um so die Richtung des Kopfes regulieren zu können, oder der viel praktischere und Kräfte sparende einer Steigerung der Verfestigung der Halswirbelsäule.

Eine solche kann natürlich nur eintreten, wenn die Art der Nahrung dies erlaubt, d. h. wenn diese aus nicht zu schnell und gewandt schwimmenden Tieren besteht, wenn also kein beweglicher Hals gebraucht wird. Auch ohne diese ist es ja im Wasser möglich, den Körper und damit auch den Kopf in kurzer Zeit und mit geringer Mühe in jede beliebige Lage zu bringen.

Diese Verfestigung wird nun bei den einzelnen Gattungen in sehr verschiedener Weise erreicht.

Allen gemeinsam sind die starken Längsmuskeln, die Kopf und Rumpf verbinden; rationeller jedoch sind zwei andere Mechanismen: Vergrößerung des Querschnittes der Halswirbelsäule und Verschmelzungen. Besonders die letzteren haben schon früh die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gelenkt und wurden als das Charakteristikum der Cetaceenwirbel angesehen. Aber gerade sie sind relativ beschränkt; denn bei einer ganzen Anzahl von Walen sind ja alle 7 Halswirbel frei, und wo Verschmelzungen auftreten, da erstrecken sie sich meist nur auf die vordersten Wirbel, und sehr selten sind alle 7 verschmolzen.

Die Verschmelzung von Wirbeln kann nun eine gelegentliche sein oder sich regelmäßig bei allen Exemplaren derselben Art finden.

Gelegentlich tritt sie ein, wenn ein gewaltsamer Eingriff, eine Entzündung oder Verletzung zwei einander zugekehrte Wundflächen schafft. Wir finden diesen Fall bei einigen Autoren erwähnt, die besonders von Balänopteriden berichten, bei denen infolge einer Harpunenverletzung 2 oder mehr beliebige Wirbel miteinander verwachsen waren.

Alle anderen Verschmelzungen finden sich regelmäßig. Von den beiden Verfestigungserscheinungen wird nun die Verschmelzung gewählt werden, wenn auch die geringste Bewegung des Halses unnütz ist, wenn also die Wirbel völlig unbeweglich zueinander verharren. Denn nur dann kann der zusammenpressende, die benachbarten Wirbelflächen reizende Druck zur Verschmelzung führen, wenn die sich bildenden Knochenmassen nicht immer wieder durch Bewegungen gezerrt und auseinandergerissen werden.

Eine Verfestigung durch Verschmelzung werden wir daher

nur dort finden, wo leichter zu erlangende Nahrung Unbeweglichkeit des Halses gestattet, und zwar in den beiden oben erwähnten Fällen, erstens bei Tieren mit plumpem Kopfe, und dann bei schnellen Schwimmern. Das beste Beispiel für den ersten Fall sind die von Plankton lebenden Baläniden mit 7 verschmolzenen Wirbeln, für den zweiten Fall Hyperoodon, ein von Kephalopoden sich nährendes Tier. Verlangt ein sehr plumper Kopf eine feste verschmolzene Halswirbelsäule, die Nahrung aber doch eine gewisse Beweglichkeit, so haben wir den Fall von Physeter, wo nur der Atlas frei, alle übrigen Halswirbel aber verschmolzen sind. Werden bei schnellen, sich von Fischen nährenden Schwimmern die durch ihre Lebensweise bedingten, einander widerstrebenden Forderungen der Festigkeit und der Beweglichkeit an die Halswirbelsäule gestellt, so tritt entweder nur eine Verschmelzung des vorderen Teiles der Halswirbel ein, die bei den meisten Delphiniden sich nur auf die ersten 2 oder 3, bei Phocaena, Globiocephalus, Pseudorca, Grampus u. s. w. aber bis auf die ersten 5, 6 oder 7 erstreckt, oder es wird die zweite Art der Verfestigung, die Vergrößerung des Querschnittes der Halswirbel, angewendet, auf die wir später noch zurückkommen.

Verschmelzen, wie bei den meisten Delphiniden, nur Atlas und Epistropheus miteinander, so ist das darauf zurückzuführen, daß die hinteren Wirbel eben nicht unbeweglich nebeneinander liegen, sondern daß die Forderung nach Bewegung dieses Teiles stärker ist, als die nach Verfestigung. Umgekehrt ist offenbar bei den anderen genannten Gattungen der Delphiniden eine Bewegung dieses hinteren Teiles unnötig, und die Forderung der Verfestigung des schnellen Schwimmens wegen stärker; die Folge ist dann eine weitergehende Verschmelzung. Bei diesen Gattungen nimmt denn auch die Zahl der verwachsenen Wirbel mit dem Alter zu; eine die Verschmelzung hindernde Bewegung findet ja nicht statt, und die verschmelzenden Kräfte wirken ungestört fort.

Die Reihenfolge der Verschmelzung ist normalerweise die, daß zuerst die vordersten Wirbel, und zwar zunächst mit den Neuralbögen und Dornfortsätzen (wohl durch Verknöcherung verbindender Sehnen), dann auch mit den Körpern verschmelzen. An die so gebildete Masse schließt sich dann immer der folgende Wirbel und zwar wieder zuerst mit Neuralbogen und Dornfortsatz an. So sind bei jungen Exemplaren von Globiocephalus melas oft nur die Wirbel 1—4, bei älteren 1—5, 1—6, ja 1—7 miteinander verschmolzen. Bei einigen Angehörigen

anderer Familien, wie Balaena, Physeter und Hyperoodon, tritt eine ähnliche Erscheinung ein, indem sich an die normal verschmolzenen Halswirbel oft noch der 1. Rückenwirbel durch Ankylose anschließt. Die Verschmelzung beginnt also mit den vorderen Wirbeln, während die Verkürzung, wie wir gesehen haben, zuerst und am stärksten bei den mittelsten, 3 und 4, eintritt.

Eine anormale Reihenfolge der Verschmelzung tritt nur bei Arten mit einer großen Anzahl von verwachsenen Wirbeln auf. So kommt es vor, daß zunächst die Wirbel 1—3 und 4—6 unter sich, und dann erst zu einer Masse verschmelzen. Diese Reihenfolge ist aber selten und eine individuelle und sehr variable Erscheinung.

Bei Balaena wird die Verfestigung hauptsächlich durch die Verschmelzung aller 7 Halswirbel bewirkt. Aber das genügt offenbar zur Feststellung des ungeheuren Kopfes, der bis $^1/_3$ der ganzen Länge einnehmen kann, noch nicht. Hier trug nun auch die starke Verkürzung der Halswirbelsäule zur Verfestigung bei, denn von 2 gleich dicken Stäben hat der kürzere die größere Bruchfestigkeit, ein Prinzip, das wohl auch bei manchen anderen Arten, besonders großköpfigen und schnellschwimmenden, mit zur Verkürzung der Halswirbel beigetragen hat, das aber wohl bei Balaena am reinsten zum Ausdruck kommt. Dazu kommt bei Balaena, abgesehen von starken Muskelmassen, auch noch die letzte Verfestigungsart, nämlich die Vergrößerung des Wirbelquerschnittes, so daß wir also bei dieser Gattung alles vereinigt finden, um den Hals so fest wie möglich zu machen.

Diese letzte Methode der Verfestigung der Halswirbelsäule beruht auf der Tatsache, daß von 2 Stäben von gleicher Länge der dickere größere Bruchfestigkeit zeigt. Das wird nun nicht einfach dadurch erreicht, daß die einzelnen Wirbel, speziell ihre Körper, seitlich vergrößert werden, sondern die Natur hat hier mit größter Materialersparnis mehr erreicht. Nur die Querfortsätze verlängerten und verstärkten sich. Die Spitzen dieser Fortsätze der einzelnen Wirbel verschmolzen miteinander, und die so gebildeten Ringe berührten sich mit den Enden und sind durch Bandmassen und Sehnenpolster fest miteinander verbunden. Der so geschaffene Apparat vereinigt größte Materialersparnis, geringstes Gewicht und bedeutende Festigkeit mit einer gewissen Elastizität, die doch nicht jede, wenn auch geringe Bewegung ausschließt, wenn die Wirbel selbst unver-

schmolzen blieben. In Verbindung mit weitgehendster Wirbelverschmelzung finden wir ihn, wie schon erwähnt, bei Balaena, wo allerdings die Ringbildung fehlt, ohne Verschmelzung, also in seiner reinsten Gestalt, bei den Balänopteriden; bei diesen ist der bequemen Planktonnahrung wegen nur eine sehr geringe Beweglichkeit des Halses nötig, weshalb bei einigen Arten gelegentlich auch Verschmelzungen einzelner Wirbel auftreten.

Außer diesen Verkürzungs- und Verfestigungserscheinungen fallen uns aber an der Halswirbelsäule aller Cetaceen noch verschiedene andere auf.

Erstens zeigen die für die Hinterhauptcondylen bestimmten großen vorderen Gelenkflächen des Atlas eine andere Form und Lage, als wir sie sonst bei Säugetieren zu finden gewöhnt sind. Sie haben nämlich die Tendenz, von ihrer Lage seitlich des Neuralkanales in eine solche schräg unter demselben überzugehen, und ihre Fläche ist nur wenig gewölbt. Entsprechende Tendenzen machen sich natürlich auch bei den Condylen bemerkbar, die seitlich unter das Foramen magnum rücken. Diese Einrichtung läßt sich folgendermaßen erklären.

Die propulsorische Kraft ist bei den Cetaceen in den Schwanz verlegt und wirkt von dort durch alle Wirbelkörper bis zum Schädel fort. Nun ist es von Vorteil, wenn die Verbindung zwischen Atlas und Hinterhaupt genau in derselben Richtung liegt, in der sich die Verbindungen zwischen den Körpern aller anderen Wirbel befinden, nämlich unter dem Rückenmarke. Läge sie höher, so müßte der Kopf bei jedem Stoße von hinten etwas nach unten und hinten ausweichen, ein Uebelstand, dem mit größter Materialersparnis ohne jegliche andere Apparate einfach dadurch abgeholfen ist, daß die beiden Gelenkflächen einerseits weit nach unten rücken und bei einigen Arten unter dem Neuralkanal ineinander übergehen und andererseits schon durch ihre Flachheit einer Bewegung wenig günstig sind. Besonders notwendig wird diese Einrichtung bei Tieren mit großem Schädel und bei schnellen Schwimmern sein, weil bei diesen die Gefahr der Ablenkung des Kopfes besonders leicht eintreten und besonders unangenehm sein muß. Daher finden wir sie einerseits bei den Baläniden und andererseits bei schnellschwimmenden Formen, wie Hyperoodon und den meisten Delphiniden, besonders deutlich.

Die zweite zu erwähnende Erscheinung ist, daß sich die Halswirbelsäule nach vorn senkt, daß die vorderen Wirbel also tiefer liegen als die hinteren, was besonders deutlich an stark

verkürzten Halswirbelsäulen zu erkennen ist, da bei diesen die Neigung auf eine nur kurze Strecke verteilt ist. Dieses Hinabbiegen ist eine Anpassungserscheinung an die spindelförmige Körperform. Die zum Zwecke der Anheftung großer Muskelmassen stark vergrößerte Hinterfläche des Schädels würde ohne diese Senkung weit über das ihr in der Spindelform zukommende Niveau hervorragen.

Die die Halswirbelsäule im ganzen umformenden Kräfte haben natürlich ihre Wirkung auch auf die kleineren Teile der einzelnen Wirbel ausgeübt. So sind die oberen und unteren Processus transversi der hinteren Halswirbel, wenn sie nicht dem Zwecke der Verfestigung des Halses dienen, funktionslos geworden, da ja feinere, kompliziertere Bewegungen zwischen den einzelnen Wirbeln meist auch dort nicht mehr stattfinden können, wo alle Wirbel unverschmolzen sind. Ihrem alten Zwecke, als Ansatzstellen von Muskeln, dienen sie also nicht mehr, und die Folge war, daß sie reduziert wurden. Sie variieren infolgedessen auch sehr stark innerhalb der Art, sind oft auf der einen Halsseite größer und anders geformt, als auf der anderen, und fehlen oft ganz. Je länger die Halswirbelsäule ist, desto besser sind sie auch in der Regel noch entwickelt, da sie in diesen Fällen einen Teil ihrer Funktionen behalten haben. Bei kurzem Halse dagegen haben sich eigentlich nur die Fortsätze von Atlas und Epistropheus erhalten, die, oft miteinander verschmolzen, als Ansatzstelle von Muskeln (M. levator anguli scapulae u. s. w.) dienen und ihrer Funktion wegen bestehen blieben, und ebenso die der 7. V. c., mit denen die 1. Rippe artikuliert.

Aehnlich ging es den Dornfortsätzen der Wirbel 3—7. Da jetzt das Wasser den Schädel trug, waren das Ligamentum nuchae und mit ihm diese Dornfortsätze überflüssig geworden. Die geringen erhalten gebliebenen Reste von Dornfortsätzen der hinteren Wirbel verdanken ihr Dasein wohl nur noch dem M. spinalis dorsi, der sie verbindet. Atlas und Epistropheus dagegen behielten ihre Dornen, da sich an diese Fascikel wichtiger Muskeln anheften.

Dort, wo keine Bewegungen mehr zwischen den Halswirbeln stattfinden, sind auch die dadurch funktionslos gewordenen Zygapophysen entweder ganz verschwunden, oder sie tragen dadurch, daß ihre Flächen sich horizontal und etwas nach außen gerichtet haben, noch etwas zur Verfestigung des Halses bei, haben also gerade die entgegengesetzte Funktion angenommen.

Der fast bei allen Cetaceen völlig funktionslos gewordene Zahnfortsatz des Epistropheus ist ebenfalls stark reduziert, fehlt oft ganz und hat sehr oft gar kein eigenes Verknöcherungszentrum mehr.

Am 7. Halswirbel findet sich fast bei allen Cetaceen jederseits an der unteren äußeren Körperfläche eine oft etwas gestielte Gelenkfläche. Sie wird meistenteils als homolog mit dem Proc. transversus inferior der anderen Halswirbel angesehen, ist das aber durchaus nicht, da sie einmal oberhalb der entsprechenden Stelle liegt, und andererseits öfters an der richtigen Stelle ein echter Proc. transversus inferior außerdem auftritt. Sie kann nur den anderen Gelenkflächen homolog sein, die sich, durch Reibung des Rippenköpfchens an der betreffenden Stelle entstanden, an den Rückenwirbeln finden.

Ist die Ansicht richtig, daß diese merkwürdigen Formen der Halswirbel, die wir bei den Walen finden, sich erst unter dem Einflusse des Wasserlebens gebildet haben, so müssen sich in der Keimes- und der Stammesgeschichte Tatsachen finden, die damit übereinstimmen.

Bei Untersuchung von Embryonen fällt es auf, daß oft noch ganz junge schon dieselbe Form der Halswirbelsäule zeigen, wie erwachsene Exemplare. Bei Balaenoptera z. B. trat der charakteristische, durch die Querfortsätze gebildete Verfestigungsmechanismus schon im knorpeligen Stadium auf. Geringer ist aber im allgemeinen bei Embryonen die Zahl der verschmolzenen Wirbel und der Grad der Verkürzung, woraus man schließen muß, daß es bei den Vorfahren der Wale ebenso gewesen ist.

Bei Embryonen von Arten mit einer großen Anzahl von verschmolzenen Wirbeln scheint für diese ein gemeinsames Verknöcherungszentrum aufzutreten, wenigstens berichtet Rapp über einen solchen Fall bei Phocaena communis. Daß auch der Zahn des Epistropheus früher besser entwickelt war, geht daraus hervor, daß er noch meist ein eignes Verknöcherungszentrum besitzt.

Auch äußerlich treten noch in der Form des Halses Reminiszenzen an die Vorfahren auf. Ganz junge Embryonen sind nach Kükenthal (65) „durchaus nach dem Typus der Landtiere gebaut. Während bei erwachsenen Tieren der Kopf mit dem Rumpfe eine gerade Linie bildet und ohne Absatz in diesen übergeht, zeigen kleine Embryonen einen deutlich vom Rumpfe durch einen Halsteil geschiedenen Kopf, der, wie bei allen Landsäugetieren, zum Rumpfe in einem deutlichen Winkel geneigt ist.“

Die Stammesgeschichte bietet naturgemäß nur lückenhafte Aufschlüsse, da nur relativ wenige Halswirbelsäulen erhalten sind.

Von fossilen Bartenwalen sind von Baläniden nur sehr spärliche und zweifelhafte Reste erhalten. Wahrscheinlich gehört zu ihnen Palaeocetus, bei dem nur der Atlas frei ist, woraus man vielleicht schließen kann, daß bei den Baläniden dieser Wirbel zuletzt verschmolzen sei, und die Halswirbelsäule den Typus von Physeter gezeigt habe. Die Reste von Balänopteriden sind reichlicher; sie haben völlig freie und etwas längere Halswirbel, als die rezenten Formen. Der hierher zu rechnende Plesiocetus zeigt freie Halswirbel, kleine Dornfortsätze, gering entwickelten Zahnfortsatz, und beim Epistropheus tritt schon die Ringbildung der Querfortsätze auf.

Unter den fossilen Odontoceten sind besonders reichlich, und zwar schon seit dem unteren Miocän, die Platanistiden vertreten. Sie haben lange, völlig freie Halswirbel; die vorderen Gelenkflächen des Atlas liegen noch seitlich des Rückenmarkskanales. Auch die Vorfahren der Ziphiinen scheinen völlig freie Halswirbel gehabt zu haben. Die Reste sind zwar gering, doch ein freier Atlas von Placoziphius scheint darauf hinzuweisen. Ebenso sind bei den Squalodonten und Zeuglodonten, die wohl die Vorfahren der Zahnwale sind, alle Wirbel frei und die vorderen Gelenkflächen des Atlas seitlich des Neuralkanales gelegen.

Auch die Stammesgeschichte zeigt also Formen mit normaler gebauten Halswirbeln.

Ist nun die Umformung der Cetaceenhalswirbel die Folge von Einflüssen, die durch die Annahme des Wasserlebens zur Wirkung kamen, dann müssen wir ähnliche Wirbelgestalten erstens bei solchen Tieren finden, die ebenfalls das Wasserleben angenommen haben, und zweitens bei Tieren, auf deren Hals auch in einem anderen Medium ähnliche Kräfte einwirken.

Zunächst die Wassertiere. Bekannt ist ja der außerordentlich kurze Hals der Fische, der, äußerlich gar nicht sichtbar, nur aus wenigen Wirbeln besteht. Wir finden ihn in dieser Entwickelung natürlich nur bei kürzer gebauten Tieren, die sich in ähnlicher Weise wie die Wale, d. h. hauptsächlich mit Hilfe der Schwanzflosse fortbewegen, bei Tieren also, die unter denselben mechanischen Einflüssen stehen. Fische, die sich schlängelnd fortbewegen, wie z. B. die Aale, haben dementsprechend eine lange,

biegsame Wirbelsäule und können natürlich hier nicht zum Vergleiche herangezogen werden.

Gehen wir zu den Reptilien über, so finden wir ganz ähnliche Verhältnisse, wie bei den Cetaceen, bei den fossilen Ichthyosauriern. Auch sie sind zum Wasserleben übergegangen, haben einen spindelförmigen Körperbau erworben, und ihr Hals zeigt im Prinzip denselben Aufbau, wie der der Wale. Er ist äußerlich ganz verschwunden und besteht nur aus 2 Wirbeln, dem Atlas und dem Epistropheus, sei es, daß die übrigen ganz unterdrückt, oder zum Teil in die Rückenregion hineingezogen wurden. Atlas und Epistropheus sind bei jungen Exemplaren meist frei, bei alten immer verschmolzen. Hier sehen wir also das erreicht, was einige der rezenten Delphiniden anzustreben scheinen: Reduktion der Halswirbel auf 2 miteinander verschmolzene, d. h. auf ein mechanisches Glied, wie wir es auch bei den Arten mit 7 verschmolzenen Wirbeln finden. Wir haben also auch im Bau des Halsskelettes bei diesen beiden so verschiedenen Tierklassen die schönsten Konvergenzerscheinungen, die sich auf nichts anderes, als auf das Wasserleben zurückführen lassen.

Unter den Säugetieren, die außer den Walen das Wasserleben angenommen haben, zeigen sich zum Teil ganz ähnliche Anpassungs- und Konvergenzerscheinungen. Am meisten ähneln den Cetaceen in der äußeren Form die Sirenen, die ebenfalls unter Verlust der Hinterextremitäten und Entwickelung eines starken Schwanzes die Spindelform angenommen haben. Ein äußerer Hals fehlt oft ganz, nur eine ventrale Kehlfurche setzt bei Manatus den Kopf vom Rumpfe ab. Entsprechend der starken Umformung ihrer äußeren Körpergestalt sind auch ihre Halswirbel ziemlich stark verändert. Eine Verschmelzung tritt im allgemeinen nicht ein; nur bei Manatus und dem ausgestorbenen Halitherium verschmelzen in höherem Alter der 2. und 3. Halswirbel; bei den im Breslauer Museum befindlichen zwei jugendlichen Exemplaren waren alle Wirbel frei. Aber die Haupteigenschaft der Cetaceenhalswirbel, die Reduktion, besonders die Verkürzung, ist auch bei diesen Tieren recht stark. Von den 3 Breslauer Skeletten beträgt die Länge der Halswirbelsäule bei Manatus americanus juv. (6 Halswirbel) ca. $^1/_{28}$, bei Manatus senegalensis (6 Halswirbel) ca. $^1/_{21}$ und bei Halicore dugong ♂ $^1/_{20}$ der ganzen Körperlänge; ihr Hals ist also kürzer, als bei den Platanistiden.

Von der Verkürzung werden, wie bei den Walen, ganz be-

sonders die hinteren Wirbel 3—6 (3—7) betroffen, während Atlas und Epistropheus fast die Hälfte der Länge der Halswirbelsäule einnehmen. Dornfortsätze sind nur bei diesen beiden Wirbeln angedeutet und fehlen bei allen anderen. Die Neuralbögen sind bei Manatus americanus bei den Wirbeln 3, 4, 5 und 6, bei Manatus senegalensis bei 4, 5 und 6 oben offen, eine auch bei den Walen öfters vorkommende Erscheinung. Der Zahn des Epistropheus ist bei allen 3 Exemplaren gut entwickelt und hat offenbar seine Funktion beibehalten, wie überhaupt der Sirenenhals relativ beweglich zu sein scheint. MURIE (77) bildet z. B. eine ganze Reihe von interessanten Stellungen, die das Tier einnehmen kann, ab, aus denen sich die Beweglichkeit des Halses ersehen läßt.

Bei Pinnipediern ist die Halswirbelsäule nicht verkürzt. Von den im Breslauer Museum aufgestellten Exemplaren dieser Ordnung war bei Phoca vitulina (Callocephalus vitulinus CUV.) die Halswirbelsäule ca. $^1/_6$, bei Pagomys foetidus GRAY ca. $^1/_6$ und bei Trichechus rosmarus L. ca. $^1/_8$ der ganzen Körperlänge. Außerdem sind die einzelnen Wirbel sehr gut entwickelt und ohne andere Reduktionserscheinungen. Bei den Phociden hat also das Wasserleben keine wesentlichen Veränderungen der Gestalt der Halswirbel hervorgebracht, was sich schon dadurch erklären läßt, daß sie temporäre Wassersäugetiere sind. Dasselbe gilt für die anderen temporären Wassersäugetiere, wie Enhydra, Lutra etc.

Bei nicht im Wasser lebenden Tieren finden wir ähnlich veränderte Halswirbel, wie bei den Walen, sehr selten. Eigentliche Verkürzungen ohne gleichzeitige Verschmelzungen kommen nicht vor, und letztere finden sich nur bei einigen Edentaten, Insectivoren und Nagern.

Bei den Gürteltieren (Dasypodidae) sind in der Regel die Wirbel 2 und 3 oder auch mehr, bis 2—5, miteinander verschmolzen, während der Atlas frei bleibt. Auch hier war natürlich Vorbedingung der Verschmelzung, daß zwischen den betreffenden Wirbeln keinerlei Bewegung stattfand. Wir haben es hier aber mit grabenden Tieren zu tun, auf deren Kopf und Hals der Druck eines noch festeren Mediums, als das Wasser es ist, wirkt; da diese Tiere nun einen festen Hals, gewissermaßen als Schaufelstiel, brauchten, trat eine Verschmelzung ein, und die geringe Forderung nach Beweglichkeit wurde durch das Freibleiben des Atlas erfüllt, weil dadurch gerade die wichtige Drehbewegung erhalten blieb. Als unmittelbare Folge des Druckes verkürzte sich der Hals außerdem.

Genau so liegen die Verhältnisse beim Maulwurf (Talpa), bei dem der Atlas frei, die Wirbel 2, 3 und 4 aber verschmolzen sind, und der Hals eine ziemlich starke Verkürzung zeigt.

Beim maulwurfsartigen Siphneus sind aus denselben Gründen die 5 hintersten Halswirbel miteinander verwachsen. Die grabende Tätigkeit erzeugt also einen festen und infolge des starken Druckes, ähnlich wie bei den Cetaceen, verkürzten Hals.

Eine ganz anders geartete Ankylose findet sich beim fossilen Glyptodon. Bei ihm ist der Atlas frei, der Epistropheus mit den folgenden 4 Wirbeln verschmolzen, und dieser Komplex artikuliert mit dem 7. Halswirbel, der seinerseits mit den 2 ersten Rückenwirbeln verwachsen ist. Es wird dadurch nach Weber (118) „eine Winkelstellung des in den Panzer zurückziehbaren Halses erzielt, die eine auffallende Konvergenz darstellt mit den Schildkröten, die ihren Kopf in ihren Rückenpanzer zurückziehen“. Auch hier konnte die zur Vereinfachung des Mechanismus nötige Verschmelzung nur zu stande kommen, weil zwischen den betreffenden Teilen des Halses keine Bewegung nötig war.

Als Folgen ähnlicher Einflüsse treten also auch bei anderen Wasser und Land bewohnenden Tieren ähnliche Veränderungen der Form und der Mechanik der Halswirbel ein.

Zusammenfassung.

Trotz der großen Unterschiede, die die Halswirbel der Wale in ihren Formen zeigen, ist ihnen allen doch ein Erscheinungskomplex gemeinsam: die Reduktionserscheinungen, die sich hauptsächlich in einer Verkürzung der Halswirbel, und zwar besonders der 5 letzten, äußern.

Die Ursache dieser Veränderungen der ursprünglich normalen Halswirbelsäule ist das Wasserleben, besonders der durch das dichtere Medium bedingte größere Widerstand. Dazu kamen noch sekundäre andere Einflüsse, wie Größe, Schnelligkeit, Art der Nahrungsaufnahme etc., die modifizierend eingriffen, und allerhand andere Erscheinungen, wie Verschmelzungen, Versteifungen u. dergl. hervorbrachten. Zwischen den beiden nicht direkt miteinander verwandten Ordnungen der Barten- und Zahnwale treten dabei keinerlei prinzipielle Unterschiede auf; das Wasserleben hat so lange auf sie eingewirkt, daß die Umgestaltung der Halswirbel in beiden Gruppen zu einem gewissen, in diesem Falle gleichartigen, Abschluß gelangt ist.

Breslau, November 1904.

Literaturverzeichnis.

1) Abel, O., Untersuchungen über die fossilen Platanistiden des Wiener Beckens. Denkschr. der math.-nat. Klasse der Kaiserl. Akad. d. Wiss., Wien 1899.
2) — Die Ursache der Asymmetrie des Zahnwalschädels. Sitzungsber. der Kais. Akad. der Wiss. in Wien, Math.-nat. Klasse, Bd. CXI, Abt. 1, Wien 1902.
3) Anderson, John, Anatomical and zoological researches and zoological results of the Yunnan Expeditions, London 1878.
4) Aurivillius, C. W. S., Osteologie und äußere Erscheinung des Wales Sowerbys (Micropteron bidens). Bihang till K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar, Bd. XI, No. 10, Stockholm 1886.
5) Beddard, F. E., Mammalia. The Cambridge natural history, Vol. X, London 1902.
6) Van Beneden, P. J., Un cétacé fluviatile d'Afrique. Bull. de l'Acad. Roy. de Belgique, Sér. 3, T. XXIII, No. 4, Brüssel 1892.
7) — et Gervais, P., Ostéographie des cétacés vivants et fossiles. Mit Atlas. Paris 1880.
8) Benham, W. B., Notes on the osteology of the short-nosed Sperm-Whale. Proc. of the Zool. Soc. of London, February 4, 1902.
9) Bergmann und Leuckart, Vergleichende Anatomie und Physiologie, Stuttgart 1852.
10) Bouvier, E. L., Observations anatomiques sur l'Hyperoodon rostratus Lilljeborg. Ann. d. Scienc. nat., T. XIII, Paris 1892.
11) Bronn, H. G., Klassen und Ordnungen des Tierreiches, Bd. VI, Abt. 5, Mammalia, Leipzig 1874—1900.
12) Burmeister, H., Preliminary description of a new species of Finner Whale (Balaenoptera bonaërensis). Proc. of Zool. Soc. of London, 1867.
13) — Preliminary observations on the anatomy of Pontoporia blainvillii. Proc. of Zool. Soc. London, 1867.
14) Carruccio, A., Sovra uno scheletro completo di Balaenoptera rostrata. Bollettino della Soc. Zool. Ital., Ser. 2, Vol. I, 1900.
15) Carte, A., and Macalister, A., On the anatomy of Balaenoptera rostrata. Communicated by W. H. Flower. Philosoph. Trans., 1868.

16) Castelnau, F., Expédition dans la part. centr. de l'Amérique du Sud, Paris 1855.
17) Collett, R., On the external characters of Rudolphi's Rorqual (Balaenoptera borealis). Proc. of the Zool. Soc. of London, 1886.
18) Cope, E. D., Third contribution to the history of the Balaenidae and Delphinidae. Proc. of the Acad. of Nat. Sc. of Philadelphia, 1866.
19) — Fourth contribution to the history of the existing Cetacea. Proc. of the Acad. of Nat. Hist. of Philadelphia, 1876.
20) Cuvier, G., Recherches sur les ossements fossiles, Paris 1836.
21) — La règne animal, Paris.
22) Cuvier, M. F., De l'histoire naturelle des Cétacés, Paris 1836.
23) — et Geoffroy-St. Hilaire, Histoire naturelle de mammifères, T. III, Paris 1824.
24) Dames, W., Ueber Zeuglodon aus Aegypten. Paläont. Abhandl. von W. Dames und E. Kayser, Bd. V, H. 5, Jena 1889—1894.
25) Delage, Y., Histoire du Balaenoptera musculus, échoué sur la plage de Langrune, Poitiers 1886.
26) Dumortier, M., Mémoire sur le Delphinorhynque microptère échoué à Ostende, 1839.
27) Duvernoy, M., Mémoire sur les caractères ostéologiques des genres nouveaux ou des espèces nouvelles de Cétacés vivants et fossiles. Ann. des Sciences nat., Sér. 3, T. XV, Paris 1851.
28) Eschricht, D. F., Zoologisch-anatomisch-physiologische Untersuchungen über die nordischen Waltiere, Bd. I, Leipzig 1849.
29) — On the species of Orca inhabiting the Northern Seas. Rec. memoirs on the Cetacea, Ray Soc., London 1866.
30) — og Reinhardt, J., Om Nordhvalen (Balaena mysticetus L.). Vidensk. Selsk. Skr., 5. Raekke, naturvid. og math. Afd., Bd. V, Kopenhagen 1861.
31) — — On the Greenland Right-Whale (Balaena mysticetus). Rec. memoirs on the Cetacea, Ray Soc., London 1866.
32) Flower, W. H., On a lesser Fin-Whale (Balaenoptera rostrata Fabr.) stranded on the Norfolk coast. Proc. of the Zool. Soc. of London, 1864.
33) — On a new species of Grampus (Orca meridionalis) from Tasmania. Proc. of the Zool. Soc. of London, 1864.
34) — Notes on the skeletons of Whales in the Museums of Holland and Belgium. Proc. of the Zool. Soc. of London, 1864.
35) — Description of the skeleton of Inia geoffrensis and of the skull of Pontoporia blainvillii, with remarks on the systematic position of these animals in the order Cetacea. Transact. of the Zool. Soc. of London, Vol. VI, 1869.
36) — On the osteology of the Cachalot or Sperm-Whale (Physeter macrocephalus). Transact. of the Zool. Soc. of London, Vol. VI, 1869.

37) Flower, W. H., Description of the skeletons of the Chinese White Dolphin (Delphinus sinensis Osbeck). Transact. of the Zool. Soc. of London, Vol. VII, 1872.
38) — On Risso's Dolphin, Grampus griseus (Cuv.). Transact. of the Zool. Soc. of London, Vol. VIII, 1874.
39) — On the recent Ziphioid Whales, with a description of the skeleton of Berardius arnouxi. Transact. of the Zool. Soc. of London, Vol. VIII, 1874.
40) — A further contribution to the knowledge of the existing Ziphioid Whales. Genus Mesoplodon. Transact. of the Zool. Soc. of London, Vol. X, 1879.
41) — On the external characters of two species of British Dolphins (Delphinus delphis L. and Delphinus tursio Fabr.). Transact. of the Zool. Soc. of London, Vol. XI, London 1880.
42) — Einleitung in die Osteologie der Säugetiere, Leipzig 1888.
43) Gerstäcker, A., Das Skelett des Döglings (Hyperoodon rostratus), Leipzig 1887.
44) Gervais, P., Mémoire sur la famille des cétacés ziphioïdes et plus particulièrement sur le Ziphius cavirostris. Ann. d. Sc. nat., Zool., Sér. 3, T. XIV, Paris 1850.
45) Gill, Th., On two species of Delphinidae from California in the Smithsonian Institution. Proc. of the Acad. of Nat. Sc. of Philadelphia, 1865.
46) Gray, J. E., On the Cetacea which have been observed in the seas surrounding the British Islands. Proc. of the Zool. Soc. of London, 1864.
47) — Catalogue of Seals and Whales, 1866.
48) Grieg, J. A., Mesoplodon bidens Sow. Bergens Museums Aarbog, 1897, No. 5.
49) Guldberg, G. A., Zur Biologie der nordatlantischen Finnwalarten. Zool. Jahrb., Bd. II, Jena 1887.
50) — On the existence of a fourth species of the genus Balaenoptera. Journ. of Anat. and Physiol., Bd. XIX, 1888.
51) — Bidrag til noiere kundskab om Atlanterhavets rethval, Eubalaena biscayensis Eschr. Christiania Vidensk.-Selsk. Forhandl. for 1891, No. 8, Christiania 1891.
52) — Zur Kenntnis des Nordkapers (Eubalaena biscayensis). Zool. Jahrb., Abt. f. System., Bd. VII, Jena 1894.
53) — Bemerkungen über das Auftreten und den Fang von Pottwalen (Physeter macrocephalus L.) an den nordeuropäischen Küsten. Nyt Magazin f. Naturvid., Bd. XXXIX, H. 4, 1901.
54) — Ueber Wanderungen verschiedener Bartenwale, Teil 1 u. 2. Biolog. Centralbl., Bd. XXIII, No. 24, 1903, und Bd. XXIV, No. 11, 1904.
55) Henking, Norwegens Walfang. Mitteil. des Deutsch. Seefischer.-Ver., No. 12, Berlin 1899.
56) — Ein Finnwal (Balaenoptera musculus Camp.) bei Dievenow. Zool. Anz., Bd. XXIII, No. 628, Leipzig 1900.

57) Hertwig, O., Lehrbuch der Entwickelungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere, Jena 1898.
58) Holder, J. B., The Atlantik Right-Whales. Bull. of the Amer. Mus. of Natur. History, Vol. I, No. 4, New York 1883.
59) Jungklaus, F., Der Magen der Cetaceen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXXII, H. 1, Jena 1898.
60) Kükenthal, W., Ueber die Anpassung von Säugetieren an das Leben im Wasser. Zool. Jahrb., Abt. f. System., Geogr. u. Biolog. der Tiere, Bd. V, 1890.
61) — Ichthyosaurier und Wale. Neues Jahrb. f. Mineral. etc., Bd. I, 1892.
62) — Sotalia tëuszii n. sp. Ein pflanzenfressender (?) Delphin aus Kamerun. Zool. Jahrb., System. Teil, Bd. VI, Jena 1892.
63) — Vergleichend-anatomische und entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren. Denkschr. der Med.-naturw. Ges. zu Jena, Jena 1893.
64) — Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen am Pinnipediergebiß. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXVIII, Jena 1894.
65) — Die Wale der Arctis. Fauna Arctica, Bd. I, Lief. 2, Jena 1900.
66) Lilljeborg, W., Synopsis of the cetaceous Mammalia of Scandinavia. Rec. memoirs on the Cetacea, Ray Society, London 1866.
67) Lütken, C. F., Kritiske Studier over nogle Tandhvaler af Slaegterne Tursiops, Orca og Lagenorhynchus. Vidensk. Selsk. Skr., 6. Raekke, nat. og math. Afd., Bd. 4, Art. 6, Kopenhagen 1887.
68) — Bidrag til Kundskab om de tre pelagiske Tandhval-Slaegter Steno, Delphinus og Prodelphinus. Vidensk. Selsk. Skr., 6. Raekke, nat. og math. Afd., Bd. V, Art. 1, Kopenhagen 1889.
69) Macalister, A., On some points in the anatomy of Globiocephalus svineval (Gray). Proc. of the Zool. Soc. of London, 1867.
70) Malm, A. H., Om Sowerby's hval. Öfversigt af kongl. Vetensk.-Acad. Förhandl., No. 5, Stockholm 1885.
71) Menge, A., Skelett des breitköpfigen Finnwales Pterobalaena laticeps. Schr. der Naturforsch. Ges. zu Danzig, Bd. III, H. 4, 1875.
72) Moebius, K., Ueber zwei gestreifte Delphine (Grampus griseus Cuv.) aus der Nordsee und über die in der Kieler Bucht beobachteten Cetaceen. Schr. d. Naturw. Ver. f. Schleswig-Holstein, Bd. I, 1873.
73) — Ueber den Fang und die Verwertung der Walfische in Japan. Sitzungsber. d. Kgl. preuß. Akad. d. Wiss., Bd. LII, Berlin 1893.
74) Müller, O., Untersuchungen über die Veränderungen, welche die Respirationsorgane der Säugetiere durch die Anpassung an das Leben im Wasser erlitten haben. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXXII, H. 1, Jena 1898.

75) Münter, Ueber diverse in Pommerns Kirchen und Schlössern konservierte Waltierknochen. Jubelschr. z. Feier d. 350-jährigen Bestehens des Nordhäus. Gymnas., Greifswald 1874.
76) Murie, J., On the organization of the Caaing Whale, Globiocephalus melas. Transact. of the Zool. Soc. of London, Vol. VIII, 1874.
77) — Further observations on the Manatee. Transactions of the Zool. Soc. of London, Vol. XI, 1880.
78) Ohlin, A., Some remarks on the Bottlenose-Whale (Hyperoodon). Kongl. Fys. Sällsk. i Lund Handl., Bd. IV, Lund 1893.
79) Owen, R., On some Indian Cetacea collected by Walter Elliot Esq. Transactions of the Zool. Soc. of London, Vol. VI, 1869.
80) Paquier, V., Remarques à propos de l'évolution des Cétacés. Arch. de Zool. expér. et gén., Sér. 3, T. III, Paris 1895.
81) Peters, W., Mitteilungen über die von S. M. S. Gazelle gesammelten Säugetiere. Monatsber. d. Kgl. preuß. Akad. d. Wiss., Berlin 1877.
82) Racovitza, E. G., Cétacés. Rés. du voyage du S. Y. Belgica en 1897—99, Antwerpen 1903.
83) v. Rapp, W., Die Cetaceen, zool.-anatom. dargestellt, Stuttgart u. Tübingen 1837.
84) — Anatomische Untersuchungen über die Edentaten, Tübingen 1852.
85) Reinhardt, J., Pseudorca crassidens, et for den Danske Fauna nyt Hvaldyr. Oversigten over d. K. D. Vid. Selsk. Forhandl., Kopenhagen 1863.
86) — On Pseudorca crassidens. Rec. memoirs on the Cetacea, Ray Soc., London 1866.
87) Richard et Neuville, Sur quelques cétacés observés pendant les campagnes du Yacht Princesse-Alice. Mém. de la Soc. zool. de France, T. X, Paris 1897.
88) Rüppell, E., Beschreibung mehrerer neuer Säugetiere. Museum Senckenbergianum, Bd. III, Frankfurt a. M. 1845.
89) Scammon, C. M., and Cope, On the Cetaceans of the Western Coast of N. America. Proceedings of the Acad. of Nat. Sc. of Philadelphia, 1869.
90) Scharff, R. F., A list of the Irish Cetacea. Irish Naturalist, Vol. IX, Dublin 1900.
91) Schneider, J. G., Beiträge zur Naturgeschichte der Wallfischarten, I. Teil, enth. Joh. Hunters Anm. über den Bau und die Oekonomie der Wallfische, Leipzig 1795.
92) Scott, J. H., and Parker, T. J., On a specimen of Ziphius recently obtained near Dunedin. Transactions Zool. Soc., Vol. XII, London 1889.
93) Stannius, H., Anatomische Beobachtungen über den Tümmler. I. Ber. v. d. Zootom.-phys. Inst. d. Univers. Rostock, 1840.
94) — Beiträge zur Kenntnis der amerikanischen Manatis, Rostock 1845.
95) — Beschreibung der Muskeln des Tümmlers (Delph. phocaena). Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Medizin, Berlin 1849.

96) Strasser, H., Zur Lehre von der Ortsbewegung der Fische, Stuttgart 1882.
97) Stromer v. Reichenbach, E., Die Wirbel der Landraubtiere, ihre Morphologie und systematische Bedeutung. Zoologica, Stuttgart 1902.
98) — Bericht über eine von den Privatdocenten Dr. M. Blanckenhorn u. Dr. E. Stromer v. Reichenbach ausgeführte Reise nach Aegypten. Sitzungsber. d. mathem.-phys. Klasse d. Kgl. Bayer. Akad. d. Wiss., Bd. XXXII, H. 3, München 1902.
99) — Zeuglodonreste aus dem oberen Mitteleocän des Fajûm. Beitr. z. Paläont. u. Geol. Oest.-Ung. u. des Orients, Bd. XV, H. 2 u. 3, Wien u. Leipzig 1903.
100) Struthers, S., On some points in the anatomy of a great Fin-Whale (Balaenoptera musculus). Journ. of Anat. and Physiol., Vol. VI, London 1872.
101) — On the cervical vertebrae and their articulations in Fin-Whales. Journ. of Anat. and Phys., Vol. VII, London 1873.
102) — On some points in the anatomy of a Megaptera longimana. Journ. of Anat. and Phys., Vol. XXII and XXIII, London and Edinburgh 1888 u. 1889.
103) — External characters and some parts of the anatomy of a Beluga (Delphinapterus leucas). Journ. of Anat. and Physiol., Vol. XXX, London 1896.
104) Thompson, d'Arcy, W., On the systematic position of Zeuglodon. Stud. from the Mus. of Zool. in Univ. Coll. Dundee, Vol. I, Dundee 1890.
105) True, F. W., On a spotted Dolphin apparently identical with the Prodelphinus doris of Gray. Report of Nat. Mus. Smiths. Misc., Washington 1884.
106) — A review of the family Delphinidae. Bull. of the Unit. St. Mus., No. 36, Washington 1889.
107) — On the nomenclature of the Whalebone Whales of the tenth edition of Linnaeus's Systema naturae. Proc. of the Unit. States Nat. Mus., Vol. XXI, Washington 1898.
108) — Notes on a porpoise of the genus Prodelphinus from the Hawaiian Islands. U. S. Fish Commission Bull., Washington 1903.
109) — On species of South American Delphinidae described by Dr. R. A. Philippi. Proc. of the Biolog. Soc. of Wash., Vol. XVI, 1903.
110) — On some photographs of living Finback-Whales from New-Foundland. Smiths. Misc. Collect. (Quarterly Issue), Vol. XLV, Washington 1903.
111) — Notes on a Killer Whale (genus Orcinus) from the coast of Maine. Proc. of the Unit. States Nat. Mus., Vol. XXVII, Washington 1904.
112) Turner, W., The anatomy of a second specimen of Sowerby's Whale (Mesoplodon bidens) from Shetland. Journ. of Anat. and Phys., Vol. XX, London and Edinburgh 1886.

113) Turner, W., The Lesser Rorqual (Balaenoptera rostrata) in the Scottish Seas, with observations on its anatomy. Proc. of the Royal Soc. of Edinburgh, Vol. XIX, 1893.
114) Vrolik, W., Natuur- en Ontleedkundige Beschouwing van den Hyperoodon. Natuurkund. Vorhandel. van de Hollandsche Maatschappij der Wetenschappen te Haarlem, 1848.
115) Wagner, J. A., Die Säugetiere (Schreber), Teil VII, Erlangen 1846.
116) Weber, M., Studien über Säugetiere. Ein Beitrag zur Frage nach dem Ursprung der Cetaceen, Jena 1886.
117) — Ueber Lagenorhynchus albirostris Gray. Tijdschrift der Ned. Dierkundige Vereeniging, Leyden 1887.
118) — Die Säugetiere, Jena 1904.
119) Zaddach, G., Beschreibung eines Finnwales (Balaenoptera musculus Camp.). Arch. f. Naturgesch., 41. Jahrg., Bd. I, Berlin 1875.
120) Zittel, K. A., Handbuch der Paläontologie und Paläozoologie, Bd. IV, München und Leipzig 1891—1893.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2880

Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft

zu Jena.

Vierzigster Band.

Neue Folge, Dreiunddreissigster Band.

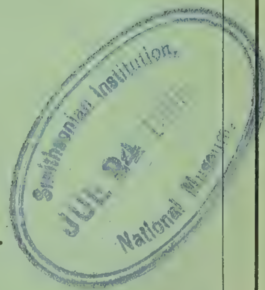
Zweites Heft.

Mit 7 Tafeln und 4 Figuren im Text.

Inhalt.

Preis: 12 Mark.

Jena,
Verlag von Gustav Fischer.
1905.



Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.
Ausgegeben am 15. Juli 1905.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Breslau.)

Ueber die Anatomie der Beckenregion beim Braunfisch (Phocaena communis Less.).

Von

Knauff,
Kreistierarzt in Trebnitz.

Hierzu Tafel VII u. VIII.

Unter den Säugetieren macht sich als eine der auffälligsten Konvergenzerscheinungen das Fehlen der Hintergliedmaßen bei den stationären Wassersäugern bemerkbar. Schon seit langer Zeit ist bekannt, daß entsprechend diesem Mangel das Becken bei den Ordnungen der Sirenen, Denticeten und Mysticeten nur rudimentär ausgebildet ist. Es muß daher höchst interessant sein, durch entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen die Rückbildung des Beckens dieser Säuger zu verfolgen.

Leider stellen sich diesem Streben große Schwierigkeiten in der Erlangung geeigneten Materials entgegen. Ich muß mich daher begnügen, diesen Rückbildungsprozeß an dem leichter zu erreichenden Braunfisch und an einigen mir zur Verfügung stehenden Zahnwalembryonen einer Untersuchung zu unterziehen. Hierbei haben mich hauptsächlich folgende Fragen geleitet:

1) Welche Elemente des Beckens sind bei der erwachsenen Phocaena noch vorhanden und lassen sich als Homologa der Beckenknochen der übrigen Säuger nachweisen?

2) Welche Teile des Beckens sind bei Embryonen zur Anlage gekommen?

3) Ist das Beckenrudiment als ein seiner Funktion nach bedeutungsloses Residuum von nur historischem Werte anzusehen, etwa wie die Ohrmuskeln des Menschen oder der Processus vermiformis, oder aber sind bestimmte Beziehungen zu anderen lebenswichtigen Organen vorhanden, welche die Persistenz des verkümmerten Beckenknochens als notwendig erheischen?

4) Welche Region der Wirbelsäule entspricht den bei den übrigen Säugern mit dem Becken sich verbindenden Sacralwirbeln?

Für die Beantwortung der ersten Frage läßt sich geeignetes Untersuchungsmaterial unschwer an den meisten Küstenplätzen

erlangen. Dagegen bieten sich große Schwierigkeiten dar, Embryonen von Phocaena zu erhalten. Dieser Umstand macht es auch verständlich, daß bisher embryologische Untersuchungen auf diesem Gebiete noch vollständig fehlen. Ich bin hierzu nur in der Lage durch die gütige Ueberlassung verschiedener Walembryonen speziell von Phocaena, welche sich im Besitz des Herrn Professor Kükenthal befinden. Es sei mir daher an dieser Stelle gestattet, diesem, meinem hochverehrten Lehrer, sowohl hierfür als auch für die mannigfachen Anregungen und Ratschläge meinen tiefempfundenen Dank auszusprechen.

Zur Untersuchung gelangten 4 ausgewachsene Exemplare von Phocaena communis Less., von denen die 3 größeren Männchen und das 4. kleinere ein Weibchen waren, ferner 3 männliche Embryonen derselben Species, von denen der größte 61,9 cm, der mittlere 53 cm und der kleinste, in Schnittserien untersuchte, nur 7,1 cm lang waren. Außerdem habe ich noch zum Vergleich je einen Embryo von Delphinus delphis und Beluga leucas in Schnittserien zur Verfügung gehabt.

I. Ueber das Becken von Phocaena.

Die äußere Form des Braunfisches wie der Wale überhaupt bietet nicht wie bei anderen Tieren die geringsten in die Augen fallenden Anhaltspunkte, welche dem Beschauer sofort die Lage des Beckens verraten könnten. Selbst durch Befühlen ist man wegen des mächtigen Fettpolsters nicht im stande, irgend welche knöcherne Unterlage herauszufinden. Es bleibt also einzig nur die Beziehung der Beckenknochen zu den Geschlechtsorganen und dem After, welche dem Untersucher sichere topographische Hilfsmittel an die Hand geben.

Diese die Orientierung erschwerende Eigentümlichkeit wird sofort klar, wenn man nach gründlicher Durchsuchung der den Geschlechtsorganen benachbarten Muskeln etc. schließlich jederseits nur einen verschwindend kleinen Knochen, als einzigen Repräsentanten der Beckenknochen, herausfindet.

Daß die Frage, welchem der Teile des Beckens dieser kleine Knochen entsprechen möge, für viele der früheren Untersucher besonders schwer zu beantworten gewesen sein muß, beweist die Tatsache, daß die Auffassung über diesen Skelettteil eine keineswegs klare und einheitliche gewesen ist.

So haben Murie (1837) und Meckel den Knochen für ein Hüftbein (Os innominatum) und Meyer (1849) sowie Weyhe (1875) für ein Os pubis erklärt. Letzterer begründet die Bezeichnung damit, daß er „bei männlichen Tieren den Zellkörper des Penis trage". Aus dieser Beweisführung geht jedoch gerade das Gegenteil hervor, nämlich daß es das Os pubis nicht sein kann, sondern vielmehr das Os ischii ist. Für letztere Auffassung treten Frédéric Cuvier (1836), Rapp (1837), Stannius (1849), John Struthers, Malm (1869), Flower (1888), Kehrer und Daudt ein.

Ich glaube also wohl berechtigt zu sein, in der nachfolgenden Beschreibung das Beckenrudiment als Os ischii zu bezeichnen.

Im Anschluß daran sollen die mit ihm in Verbindung stehenden Crura corporis cavernosi, Bänder, Muskeln sowie schließlich die Arterien und Nerven der Beckenregion einer Betrachtung unterzogen werden.

1. Das Os ischii erwachsener Phocänen.

Als knöcherne Grundlage des Beckens bei Phocaena findet sich, wie bereits oben kurz erwähnt, neben den Geschlechtsorganen zwischen die Bauchmuskeln eingebettet, ventro-lateral vom Mastdarm und Blasenhals, unmittelbar vor der Stelle, wo die subvertebralen Haemapophysen an den Schwanzwirbeln auftreten, jederseits eine schwach gebogene Knochenspange vor. Dieselbe reicht mit ihrem leicht zugespitzten Vorderende bis zur Region des 14. Lendenschwanzwirbels und endet hinten etwa in dem mitten durch den 17. Lendenschwanzwirbel gelegt gedachten Querschnitt.

Eine Verbindung mit der Wirbelsäule, wie sie bei den mit Hinterextremitäten versehenen Wirbeltieren durch das Os ilei vermittelt wird, fehlt vollständig, es wird vielmehr das Ischium durch den kräftig entwickelten Musculus depressor caudae (Musc. iliopsoas?) von der Wirbelsäule in ventraler Richtung abgedrängt.

Auf diese von der Wirbelsäule weit abgerückte Lagerung der Ossa ischii machte kürzlich noch Lönnberg (1902) besonders aufmerksam und sagt: „daß die rudimentären Beckenknochen in der unteren Bauchwand dicht innerhalb der Mammarorgane lagen, nicht, wie oft in den Handbüchern angegeben wird, etwas unterhalb der Wirbelsäule und parallel mit derselben."

Am besten ist hier jedoch der Ausdruck Bauchwand zu vermeiden, um Irrtümer vorzubeugen; denn die geräumige Bauchhöhle endet bereits $1^1/_2$ cm vor dem Vorderende des Os ischii und setzt

sich nur als rohrartiger Schacht von der Weite eines Handschuhfingers nach hinten hin fort. Dieser Schacht, der Excavatio rectovesicalis entsprechend, endet an der Stelle, wo der Mastdarm in dem Winkel zwischen den beiden Musculi ischio-cavernosi absteigt.

Die Angaben Flowers, daß die Ossa ischii vorn ein wenig konvergieren, fand ich bestätigt, daher ist auch die Beschreibung mancher Autoren, daß die Ischia parallel zur Wirbelsäule gerichtet seien, etwas ungenau.

Die Ossa ischii sind weder zu einer vertikal durch die Wirbelsäule gelegten Ebene noch zu einer horizontal durch letztere gelegten Ebene parallel, denn außer der gegenseitigen Divergenz der Hinterenden läßt sich noch konstatieren, daß das distale Ende erheblich höher gelagert ist als das proximale. Festgestellt habe ich diese kaudalwärts aufsteigende Lagerung der Ischia durch Ausmessen der Entfernungen der Sitzbeinenden von den senkrecht über ihnen liegenden Querfortsätzen der Wirbel. Diese Entfernung betrug bei No. 4 der beigegebenen Tabelle (siehe p. 261) für das proximale Ende des linken Ischium 4,9 cm und für das distale Ende 4 cm, also, auf die Länge des Knochens (= 5,8 cm) bezogen, beläuft sich die Steigung des Distalendes (0,9 cm) auf 0,9/5,8, also auf fast $^1/_6$ der Sitzbeinlänge.

Diese Annäherung der Hinterenden der Beckenrudimente an die Wirbelsäule ist bedingt durch die kaudalwärts sich verjüngende Form des Musculus depressor caudae (Musc. ilio-psoas?), welchem das Ischium sich anschmiegt.

Auf den After bezogen, liegt das distale Ende des Ischium um einige Zentimeter kranialwärts vor demselben. Bei Phocaena No. 4 betrug diese Entfernung 3 cm.

Diese topographischen Feststellungen mögen ausreichen, und es soll nunmehr die Beschreibung des Os ischii selbst folgen.

Im allgemeinen sind die Sitzbeine bei weiblichen Phocänen erheblich schwächer als bei männlichen. Es muß dieses Verhältnis auffällig erscheinen, da bei anderen Säugern das weibliche Becken eher größer ist als das männliche, infolge der bei der Trächtigkeit und der Geburt gesteigerten Inanspruchnahme. Es erklärt sich jedoch diese auffällige Abweichung bei Phocaena einfach durch die veränderte Aufgabe, welche hier den Ossa ischii zufällt. Sie haben nämlich wesentlich nur noch die Bedeutung von Stützknochen für die Crura penis bezw. clitoridis sowie für den Musculus ischiocavernosus und einige Sehnen, während sie bei der Trächtigkeit und Geburt keine erhebliche Rolle mehr spielen. Entsprechend

also der bedeutend kräftigeren Ausbildung der an das Os ischii des männlichen Tieres sich anheftenden Weichteile mußte dieser Knochen auch eine mächtigere Entwickelung erfahren als beim Weibchen, da ja mit der Steigerung der Funktion stets der formative Reiz erhöht wird und damit als Resultat des letzteren auch eine stärkere Ausbildung des betreffenden Organes erwartet werden muß.

Auch Malm hat dieses auffallende Verhältnis zwischen den Ossa ischii der weiblichen und männlichen Phocänen ähnlich erklärt.

Uebrigens kann dieser Befund nicht befremden, wenn man erwägt, daß derjenige Teil des Beckens, welcher allein dem Beckenrudiment bei Phocaena entspricht, auch beim menschlichen Weibe kleiner gebildet ist als beim Manne. Ueber dieses Verhältnis gibt Hyrtl (1881) an: „daß die Kürze des weiblichen Beckens aus der geringeren Länge des Sitzbeines“ folge.

Nach Krauss (1872) ist auch bei Halicore und Manatus das Beckenrudiment und speziell das zur Befestigung der Corpora cavernosa dienende hintere Ende der Beckenbeine beim Männchen kräftiger ausgebildet als beim Weibchen. Bei den von mir untersuchten Phocaenen waren, wie das bei dem rudimentären Charakter der Beckenknochen dieser Tiere vorauszusetzen ist, die Ossa ischii der einzelnen Individuen erheblich verschieden voneinander gebildet, wogegen zwischen den beiden zusammengehörigen Knochen desselben Tieres fast symmetrische Gleichheit der äußeren Form vorhanden war. Mit diesem Befunde stimmen auch die Angaben von Malm überein.

Es verdient dieses Verhalten der Ischia deshalb besonders hervorgehoben zu werden, weil bei den Mysticeten und noch auffälliger bei den Sirenen nach Krauss die Beckenrudimente der beiden Körperhälften ganz auffällig voneinander abweichen sollen.

Von besonderen individuellen Eigentümlichkeiten abgesehen, kann man an jedem Os ischii (siehe Fig. 1—4) eine dorsale, ventrale und bei männlichen Tieren auch eine kleine mediale Fläche, sowie ein orales und ein kaudales Ende unterscheiden.

Die obere Fläche ist im ganzen leicht konkav gestaltet, jedoch ist sie besonders bei den männlichen Phocänen etwas wellig gebogen: mit je einem seichten Wellental am distalen und proximalen Ende und einem in der Mitte gelegenen, flachen Wellenberge.

Die untere (ventrale) Fläche dagegen ist im ganzen leicht konvex von vorn nach hinten gekrümmt. Lateralwärts stoßen Dorsal- und Ventralfläche zu einem im oralen Drittel schärferen,

nach hinten zu allmählich abgerundeten Rande zusammen. Bei einem Individuum, das nach dem geringen Grade der Verknöcherung als jung angesprochen werden darf, ist die Abrundung so stark ausgeprägt, daß die hintere Hälfte des Os ischii die Form eines abgeflachten Cylinders hat.

Bei dem unter No. 4 der Tabelle aufgeführten weiblichen Braunfische machte sich an dem Lateralrande ein deutlicher Winkel bemerkbar, welcher vom Vorderende 1,8 cm, vom Hinterende 4,4 cm entfernt war, also etwa am Ende des vorderen Drittels des Sitzbeines seine Lage hatte.

Als Kriterium zur Unterscheidung der Geschlechter am Skelett läßt sich diese Winkelbildung jedoch nicht verwerten, da sie auch zuweilen bei männlichen Individuen auftritt (cf. Fig. 1), und zwar nicht bloß bei jugendlichen Tieren, wie Malm meint, sondern auch bei vollständig ausgewachsenen. Unter den von mir untersuchten männlichen Phocänen traf ich einen lateralen Winkel bei dem in der Tabelle unter No. 1 (Fig. 1) aufgeführten Tiere 3,6 cm vom oralen und 4,2 cm vom kaudalen Ende des Os ischii entfernt an, ferner bei No. 5, einem Foetus, bei dem der Abstand des Winkels vom proximalen Ende 1,7 cm und vom distalen Ende 2 cm betrug. Von diesen beiden Individuen ist No. 1 nicht nur Repräsentant des ausgewachsenen Zustandes, sondern überhaupt wohl — nach der stark vorgeschrittenen Verknöcherung zu schließen — die älteste der von mir untersuchten Phocänen, während No. 5 kurze Zeit vor der Geburt stehen mochte.

Medialwärts sind Dorsal- und Ventralfläche vorn durch einen scharfen Rand geschieden, welcher sich im ersten Drittel allmählich abrundet und sich bei den männlichen Tieren schließlich zu der oben erwähnten medialen Fläche verbreitert.

Die letztere hat in der Mitte des Knochens die größte Breite und verschmälert sich kaudalwärts wieder, so daß ihre Gestalt die eines an den Enden spitz ausgezogenen Ovals ist, welches in seinem größten Durchmesser — oro-kaudalwärts — konkav gestaltet ist. Es entspricht die Konkavität etwa einem Kreisbogen von ca. 60°. In ihrem kleinsten — dorso-ventralen — Durchmesser läßt die mediale Fläche eine schwache Konvexität erkennen. Sie dient nur zur Insertion der Crura penis. Bei weiblichen Tieren heften sich an der entsprechenden Stelle die Corpora cavernosa clitoridis an. Es ist deren geringeren Größe zufolge die Anheftungsstelle nur schmal, so daß man hier nicht mehr von einer medialen Fläche, sondern nur von einem medialen Rande sprechen kann,

welcher an der Insertionsstelle etwas verbreitert ist. Infolgedessen ist das ganze Os ischii abgeplatteter als beim Männchen, und vor allem die Dorsalfläche ebener. Man kann an letzterer keine wellige Beschaffenheit mehr erkennen, und ist der dorso-ventrale Durchmesser in allen Punkten ziemlich gleich.

Wir haben also, wenn wir von diesem abweichenden Verhalten bei weiblichen Phocänen absehen, einen Knochen vor uns, der vorn mit einem abgeplatteten oder zugespitzten oder auch etwas knopfig-verdickten Ende beginnend, hinter dem ersten Drittel bis zur Mitte oder bis hinter dem zweiten Drittel allmählich dicker wird. Von hier an verjüngt sich der Knochen wieder etwas, so jedoch, daß das kaudale Ende immer noch merklich dicker und rundlicher ist als das meist abgeplattete orale Ende.

Die dorso-ventral gemessene Dicke des kranialen Endes beträgt 0,2—0,4 cm, die Breite des letzteren von rechts nach links 0,3—0,6 cm. Die Dicke und Breite in der Mitte des Knochens belaufen sich auf 0,3—0,95 cm bezw. 0,5—0,9 cm. Das kaudale Ende mißt in der Dicke 0,26—0,65 cm, in der Breite 0,45—0,8 cm. Die Gesamtlänge des Os ischii schwankt zwischen 5,8 und 8,1 cm. Diese Größenverhältnisse sind der bequemen Uebersicht halber in der Tabelle p. 261 zusammengestellt.

Bei ausgewachsenen Phocänen ist das Kaudalende des Os ischii außer an der größeren Dicke noch daran zu erkennen, daß es eine rauhe, querovale oder rundliche Endfläche aufweist, welche behufs Verbindung mit einem sich kappenförmig aufsetzenden kleinen Endknorpel uneben gestaltet ist. Das distale Ende macht daher fast den Eindruck, als sei hier etwas von dem Knochen abgebrochen, wie man dieses Verhalten auch bei anderen Knochen antrifft, an denen eine Synchondrose gelöst worden ist.

Dieser kleine Ansatzknorpel am Kaudalende ist von kegelförmiger Gestalt mit einer der Endfläche des Os ischii entsprechenden Basis und mißt oro-kaudal 0,2—0,8 cm. Bei jugendlichen Tieren ist er länger als bei erwachsenen, da er mit zunehmendem Alter allmählich mehr verknöchert, ähnlich der zwischen Epi- und Diaphyse gelegenen Knorpelscheibe der Röhrenknochen. Ob diese Knorpelkappe vollständig zu verknöchern vermag, erscheint mir sehr zweifelhaft, jedenfalls war sie bei allen von mir untersuchten Tieren nachweisbar und wird auch in fast allen eingehenden Beschreibungen der Autoren erwähnt. Der Knorpel kann unter Umständen ebenfalls zur Orientierung von vorn und hinten bei einem aus seiner Verbindung mit den Weichteilen gelösten Beckenknochen

dienen, und zwar besonders, wenn letzterer von einem älteren Tiere stammt. Bei jüngeren Tieren trifft dies nicht ohne weiteres zu, denn hier trägt auch das orale Ende eine Knorpelkappe, wenigstens fand ich bei 2, zwar im allgemeinen schon ausgewachsenen, aber jedenfalls noch jungen Tieren (No. 3 und 4 der Tabelle) auch am Vorderende des Os ischii eine kleine Knorpelkappe vor, deren oro-kaudaler Durchmesser allerdings nur 0,1 bezw. 0,13 cm betrug. Da bei diesen Exemplaren die knorpelige Kappe am Kaudalende immerhin die größten der oben erwähnten Dimensionen von 0,6 bezw. 0,8 cm. Länge aufwies, so ist durch eine so bedeutende Abweichung in der Größe der beiden Knorpelkappen die Unterscheidung des oralen und analen Endes schließlich auch bei jungen Tieren nicht schwer.

Daß wir es hier tatsächlich trotz der bedeutenden Körperlänge von 130 cm bei No. 3 der Tabelle mit einem jugendlichen Individuum zu tun haben, dafür spricht nicht nur der geringe Grad von Verknöcherung, sondern auch die mehr abgerundete, nicht so scharf geschnittene Form des Knochens, welcher bei den übrigen Tieren kantiger und charakteristischer in seinen Umrissen gebildet ist.

Aehnliche Altersunterschiede in der Form des Beckenknochens hat auch Krauss bei Manatus konstatiert.

Auf den von Krauss seiner Arbeit beigegebenen Tafeln kann man schon auf den ersten Blick die scharf profilierten, eckigen und schlankeren Beckenknochen als die älteren Tieren angehörigen von den mehr abgerundeten und massigeren, weicher umrissenen der jüngeren Individuen unterscheiden.

Wenn somit nach den obigen Angaben die Erkennung des oralen und kaudalen Endes durch die größere Dicke des letzteren, durch die rauhe Fläche am distalen Ende und durch die demselben aufsitzende, stets größere Knorpelkappe keine Schwierigkeiten macht und weiterhin die Innen- und Außenseite durch die Konkavität des medialen Randes genügend charakterisiert wird, so ist es doch infolge der mannigfachen, individuellen Abweichungen, besonders bei weiblichen Phocänen, nicht immer leicht, allein aus der obigen Beschreibung die dorsalen und ventralen Flächen stets sicher festzustellen.

Zur genauen Orientierung eines einzelnen aus seiner Verbindung herausgelösten Beckenknochens bedarf es noch eines sichern Merkmals zur Unterscheidung von Ober- und Unterfläche, damit einwandsfrei festgestellt werden kann, ob der vorliegende Knochen

der rechten oder linken Körperhälfte angehört. Als solches Kennzeichen lassen sich zwei oder drei allerdings nur kleine Ernährungslöcher verwerten, welche sich auf der dorsalen Fläche, und zwar meist in deren vorderem Drittel, erkennen lassen.

Es sind dies die einzigen mit bloßem Auge wahrnehmbaren Ernährungslöcher des Beckenknochens. In den mir zugänglichen Beschreibungen waren dieselben nicht erwähnt worden, trotzdem ich sie bei allen untersuchten Knochen feststellen konnte. Ich halte sie wegen ihres ständigen Vorkommens für wichtiger als die meisten übrigen Unterscheidungsmerkmale, da sie durch ihre Lage auf der dorsalen Fläche bei gleichzeitiger Berücksichtigung der konvexen Krümmung des lateralen Randes eine vollständige und klare Bestimmung ermöglichen.

Der Bau des Beckenknochens ist in allen von mir angelegten Querschnitten ein gleichmäßiger und einfacher. Irgend welcher Hohlraum, ein Cavum medullare, ist nicht vorhanden, vielmehr läßt sich durchweg ein kleinmaschiger, schwammiger Bau erkennen, indem mannigfach miteinander verbundene kleine Knochenblättchen und Bälkchen ein zusammengesetztes Fachwerk bilden und sehr kleine Markzellen oder Markräume umschließen. Eine auffällige Differenzierung in eine Substantia ossea compacta und spongiosa fehlt; es ist die Rindenschicht des Knochens nur sehr schwach ausgebildet.

Das den Knochen überziehende Periost ist verhältnismäßig dick und läßt sich, da die Oberfläche des Os ischii ziemlich glatt ist, leicht von demselben abziehen.

Tabelle I

über Größenverhältnisse am Os ischii (in Centimeter)

Phocaena No.	Körperlänge	Geschlecht	Länge des Os ischii		Breite des Os ischii						Dicke des Os ischii						Länge der Ansatzknorpel	
					am Proximalende		in der Mitte		am Distalende		am Proximalende		in der Mitte		am Distalende			
			links	rechts	links	rechts	links	rechts	links	rechts	links	rechts	links	rechts	links	rechts	proximal	distal
1	119	♂	7,5	7,5	0,3	0,3	0,8	0,8	0,5	0,45	0,25	0,25	0,7	0,7	0,3	0,3	0,0	0,2
2	104	♂	6,5	6,5	0,6	0,6	0,7	0,8	0,6	0,5	0,2	0,2	0,6	0,5	0,26	0,3	0,0	0,2
3	130	♂	8,1	8,1	0,4	0,4	0,9	0,8	0,8	0,7	0,4	0,4	0,9	0,95	0,65	0,6	0,1	0,8
4	112	♀	5,8	—	0,4	—	0,45	—	0,45	—	0,3	—	0,3	—	0,3	—	0,13	0,6
5	61,9	♂	3,7	3,7	0,4	0,38	0,48	0,48	0,48	0,48	0,3	0,3	0,4	0,4	0,35	0,35	0,25	0,45
6	53	♂	2,85	2,85	0,3	0,3	0,3	0,4	0,3	0,4	0,17	0,15	0,3	0,3	0,2	0,2	0,2	0,4
7	7,1	♂	0,222	0,294	0,7	0,02	0,052	0,032	0,052	0,32	—	0,03	—	0,068	—	0,028	—	—

2. Die Beckenrudimente bei Embryonen von Phocaena.

Nach der von Kükenthal (1893) veröffentlichten umfangreichen Studie über die Entwickelung der äußeren Körperformen der Wale lag die Vermutung nahe, daß wir in frühester Anlage höchst wahrscheinlich einige Fingerzeige für die allmähliche Rückbildung des knöchernen Beckens finden würden.

Die scharfe Abgrenzung des Schwanzes vom Rumpfe und vor allem die bei einem nur 2,5 cm langen Embryo äußerlich sichtbaren „seitlichen Hügel, welche auf der Höhe zwischen Nabel und Geschlechtsorganen den Seitenwänden des Körpers aufsitzen“ und von Kükenthal als Anlage der Hintergliedmaßen gedeutet werden, machten es wahrscheinlich, daß diesen rudimentären Anlagen auch die Anlage eines vollkommenen Beckens entsprechen werde.

Diese Annahme findet auch noch darin eine Stütze, „daß der größte Querdurchmesser des gesamten Körpers in diese Region fällt“, während doch nach Ausbildung der für die Wale charakteristischen Spindelgestalt und nach Verwischen der Rumpfgrenzen bei älteren Föten der größte Querdurchmesser weit nach vorn gerückt erscheint.

Von diesem Gedanken geleitet, habe ich daher bei den mir zu Gebote stehenden embryonalen Phocänen nach den etwa noch vorhandenen Pfeilern jener Brücke gesucht, die uns von den heutigen Walformen zu jenen hinüberführt, welche noch das vollständige Säugerbecken nebst den mehr oder weniger rudimentären Hintergliedmaßen besaßen.

In Nachstehendem lasse ich, mit den älteren Föten beginnend, die Ergebnisse dieser Untersuchungen folgen.

1) An einem 61,9 cm langen männlichen Phocaena-Embryo (No. 5 der Tabelle) fand ich außer den auch bei erwachsenen Tieren vorhandenen beiden Ossa ischii weder eine knorpelige noch sonstwie gebildete Anlage der übrigen Beckenknochen vor.

In Beziehung zu den sie umgebenden Organen nehmen auch bei diesem Tiere die Ischia im allgemeinen dieselbe Lage ein, wie sie bereits bei erwachsenen beschrieben wurde.

Bezüglich der in der Tabelle p. 261 angegebenen Körperlänge muß ich bemerken, daß die letztere für No. 5 nicht direkt gemessen werden konnte, da mir nur der kopflose Rumpf vom 1. Halswirbel an zur Verfügung stand. Dieser maß bis zum Schwanzausschnitt (direkte Länge) 52 cm. Aus der entsprechenden Rumpflänge (von 44,5 cm) bei dem nicht viel kleineren Embryo

(Tabelle No. 6) sowie der Gesamtlänge dieses letzteren (53 cm) habe ich dann die Körperlänge ungefähr berechnet.

Wie bei den erwachsenen Phocänen war auch bei diesem Embryo eine nach dem Schwanze zu schräg aufsteigende Lagerung der beiderseits nur 3,7 cm langen Ossa ischii festzustellen. Von den über ihnen gelegenen Querfortsätzen der Wirbel, welche noch völlig aus Knorpel bestanden, waren die Sitzbeine mit ihren oralen Enden 2,8 cm, mit ihren kaudalen Enden 2,2 cm entfernt. Es macht also das Aufsteigen der Ischia nach hinten und oben genau $^{6}/_{37}$ der Knochenlänge aus. Bei der erwachsenen Phocaena No. 4 fand ich hierfür den Wert von $^{9}/_{58}$, d. h. also in beiden Fällen ungefähr von $^{1}/_{6}$ der Länge des Ischium.

Wichtig scheint mir noch der Befund, daß die Ischia bei No. 5 mit ihren oralen bezw. kaudalen Enden vom Anfang des 14. bis etwa zum Ende des 18. Lenden-Schwanzwirbels reichen.

Die äußere Gestalt des Knochens (Fig. 4) ist im großen ganzen, wie bei den ausgewachsenen Individuen, die einer dorsal leicht konkaven Knochenspange mit einem dünnen, ca. 1,7 cm langen Vorderende und einem dickeren, ca. 2 cm langen Hinterende, welche beide in einem lateralen, stumpfen Winkel zusammenstoßen. Die dorsale Fläche ist leicht wellig gestaltet und läßt 3 Ernährungslöcher erkennen. Die ventrale Fläche ist gleichmäßig konvex gekrümmt. Der laterale Rand ist im vorderen Drittel schärfer, in den beiden hinteren Dritteln abgerundet und, wie schon bemerkt, winklig gebogen. Der mediale Rand ist im vorderen Drittel ebenfalls etwas zugeschärft und verbreitert sich etwa in der Mitte flächenartig behufs Bildung einer Anheftungsstelle für die Crura penis.

Das orale Ende trägt eine kegelförmige Knorpelkappe von 0,25 cm Länge sowie etwa gleicher Dicke und Breite. Das kaudale Ende ist mit einer 0,45 cm langen, an seiner Basis 0,3 cm breiten und 0,25 cm dicken Knorpelkappe versehen. Es beträgt also ihre Länge genau 0,45/3,7 oder ca. $^{1}/_{8}$ der Länge des Ischium.

Die Breite des verknöcherten Teiles der Ischia beträgt am proximalen Ende 0,4 cm, am rechten 0,38 cm, in der Mitte beiderseits 0,55 cm und an beiden distalen Enden 0,48 cm.

Die Dicke ist an beiden Knochen in der gleichen Gegend die gleiche, und zwar am oralen Ende 0,3 cm, in der Mitte 0,4 cm und am kaudalen Ende 0,35 cm.

Wir sehen also auch hier, daß das Ischium in der Mitte, wo sich die Crura penis anheften, seine größte Mächtigkeit hat und

nach dem proximalen und distalen Ende zu sich verjüngt, jedoch so, daß das letztere immer noch dicker ist als das erstere. Dieser Unterschied der beiden Enden fällt dadurch noch mehr auf, daß das Distalende von der Mitte ab ganz allmählich sich verjüngt, während das Proximalende besonders an der dorsalen Fläche wellig ausgehöhlt erscheint. Die Gesamtlänge des Ischium einschließlich der Knorpelansätze beträgt sowohl rechter- wie linkerseits je 3,7 cm. Es verhält sich mithin seine Länge zur Gesamtlänge des Körpers wie 37/619 also etwa wie $^1/_{17}$.

2) Ein etwas kleinerer Embryo männlichen Geschlechts (No. 6 der Tabelle), welcher gleichfalls ohne Kopf war, maß vom 1. Halswirbel bis zum Schwanzausschnitt (direkte Länge) 44,5 cm. Es ist derselbe, welcher von Kükenthal auf Taf. XVII, Fig. 42 abgebildet worden ist und mit dem Kopfe 53 cm Länge gemessen hat. Auch an diesem Embryo konnte außer dem Os ischii keine Spur der Anlage eines anderen Beckenelementes aufgefunden werden.

Leider waren an diesem Exemplar schon mehrfache Untersuchungen vorgenommen worden, so daß eine Ausmessung der Lagerung der Ischia in Bezug auf die Wirbelsäule sowie eine Feststellung der gegenseitigen Entfernung der Knochen voneinander nicht mehr zuverlässige Resultate ergeben hätte.

Ich muß mich daher bei diesem Embryo auf die Beschreibung der Ischia selbst beschränken.

Die Form derselben ist im ganzen abgerundeter als bei den älteren Exemplaren. Man kann jedoch auch an ihnen eine dünnere, kürzere proximale Abteilung, sowie eine dickere und längere distale unterscheiden. Beide stoßen unter einem stumpfen Winkel zusammen. Dieser Winkel ist ziemlich deutlich ausgeprägt, während er am medialen Rande mehr verschwommen ist, so daß man hier besser nur von einem konkaven Verlauf des Medialrandes sprechen möchte. Der laterale Winkel ist vom knorpeligen Proximalende 1,2 cm, vom knorpeligen Distalende 1,8 cm entfernt. Die direkte Länge des Ischium beträgt beiderseits 2,85 cm, so daß 0,15 cm auf die Krümmung zu rechnen ist. Diese Krümmung läßt sich für den medialen Rand leicht durch die Entfernung ihres Kulminationspunktes von der die Endpunkte des Ischium verbindenden Geraden ausdrücken und beträgt 0,275 cm, also etwa $^1/_{10}$ der Länge des Ischium.

Die dünne Proximalhälfte ist gleichmäßig abgeplattet, so daß man an ihr eine dorsale und ventrale Fläche unterscheiden kann,

welche in einem medialen und lateralen Rande zusammenstoßen. Auf der dorsalen Fläche findet sich etwa in der Mitte der Proximalhälfte ein Ernährungsloch. Das knöcherne, proximale Ende des linken Ischium ist 0,17 cm dick, das des rechten 0,15 cm; die Breite beträgt bei beiden 0,3 cm. Beiderseits trägt das Proximalende eine kegelförmige Knorpelkappe von 0,2 cm Länge.

Die stärkere und längere distale Hälfte ist ein leicht dorsoventral zusammengedrückter, rundlicher Knochenstab, der an seinem freien Ende sowohl rechter- wie linkerseits 0,2 cm dick ist. Die Breite beträgt hier für den linken Knochen 0,3 cm, für den rechten 0,4 cm.

Die Dorsalfläche des Hinterendes trägt auch ein Ernährungsloch, welches man soeben noch mit bloßem Auge erkennen kann. Das quer abgestutzte distale Ende wird durch einen 0,4 cm langen, nach hinten spitz zulaufenden Ansatzknorpel vervollständigt. Letzterer beträgt also genau 0,4/2,85 oder ungefähr $^1/_7$ der ganzen Länge des Ischium.

Im Vergleich mit den Längen der Ansatzknorpel des vorher beschriebenen Tieres sehen wir somit, daß zwar bei letzterem sowohl die proximale als auch die distale Knorpelkappe an sich größer sind, und zwar um je 0,05 cm, aber verhältnismäßig kleiner ausfallen. Hieraus folgt, daß die von der Mitte ausgehende Verknöcherung des Ischium langsamer fortgeschritten ist als die Neubildung von Knorpelmasse.

In der Mitte des Ischium ist der mediale Rand zu einer 0,3 cm breiten Fläche abgeplattet, welche zur Anheftung der Crura penis dient. Dadurch erreicht das Ischium an dieser Stelle seine größte Dicke von 0,3 cm. Die Breite des Knochens beträgt hier 0,4 cm, ist also ebenso groß wie am distalen Ende des rechten Ischium, aber größer als am linken, sowie auch größer als an den beiderseitigen Proximalenden.

3) Der kleinste von mir untersuchte Embryo (No. 7 der Tabelle) hatte eine Länge von 7,1 cm. Es ist derselbe, welchen Kükenthal auf Taf. XV, Fig. 15 abgebildet hat. Die Untersuchung dieses Embryo wurde dadurch sehr erleichtert, daß er mir in einer völlig lückenlosen Querschnittserie von Herrn Professor Kükenthal gütigst zur Verfügung gestellt worden war.

Wie bei den vorher beschriebenen Exemplaren findet sich hier an der ventralen Fläche des Musculus depressor caudae eine längliche Spange vor, welche aus Knorpel besteht und sich durch ihre Verbindung mit den Schenkeln des Penis und dem Musculus

ischio-cavernosus als Anlage des Ischium ausweist. Es fehlt gänzlich jede Andeutung einer Anlage des Ileum und Pubicum.

Mit dem distalen Ende reicht diese Spange bis etwas über die Gegend des zweiten Hämapophysenpaares nach hinten hinaus, also etwa bis zur Mitte des 17. Lenden-Schwanzwirbels, von denen der 15. und 16. Wirbel das erste Hämapophysenpaar tragen.

Von dem Querfortsatz des oberhalb gelegenen Wirbels ist das distale Ende des Ischium 0,33 cm entfernt. Von der Linie, in welcher die beiden Musculi depressores kaudal zusammenstoßen, beträgt der Abstand des Ischium 0,4 cm.

Das Auffälligste gegenüber den bisherigen Befunden ist die ungleichmäßige Ausbildung der beiden Ischia, welche sich besonders in ihrer verschiedenen Länge bemerkbar macht. Sind bei allen von mir untersuchten Exemplaren die Ossa ischii der beiden Körperhälften nicht nur spiegelbildlich ähnlich in der Form, sondern auch fast gleich in ihren Maßen, so ist bei diesem Embryo das linksseitige Ischium erheblich kürzer als das rechtsseitige. Es läßt sich das erstere nur durch 74 Schnitte verfolgen, wogegen das rechtsseitige in 98 Querschnitten nachweisbar ist. In Millimeter übersetzt, mißt das linke Ischium 2,22 mm und das rechte 2,94 mm. Letzteres ist also um 0,72 mm länger. Ihre Längen verhalten sich wie 2220/2940 oder etwa wie 3 : 4.

Auch in ihrer Gestaltung weicht die Anlage der Ischia wesentlich von dem der älteren Embryonen und der ausgewachsenen Phocänen ab. An Stelle des länglichen Stabes sehen wir hier eine kurze, dicke und breite Knorpelspange, an welcher man einen stark konvexen, lateralen und einen schwach konkaven, medialen Rand unterscheiden kann, welche in dem proximalen bezw. distalen Ende zusammenstoßen.

An dem rechtsseitigen Ischium ist der laterale Rand etwas vor der Mitte stark eingebuchtet, wodurch das kürzere, aber breitere Vorderteil des Ischium von dem längeren, jedoch etwas schmäleren Hinterteil getrennt wird. Es entstehen durch diese Einbuchtung zwei lateral gelegene Höcker, von denen der vordere der mächtigere ist.

Am Hinterende kann man noch eine seichte Einschnürung wahrnehmen, welche sich halsartig um dasselbe herumzieht.

Der sehr wenig konkave Medialrand des rechten Ischium ist etwas wellig gebildet.

Im ganzen ist die Knorpelspange breiter als dick, d. h. der latero-mediale Durchmesser übertrifft den dorso-ventralen.

Am Hinterende beträgt der transversale Durchmesser des rechten Ischium 0,32 mm, der dorso-ventrale nur 0,28 mm.

Nach vorn zu nimmt der Umfang der rechten Knorpelspange gleichmäßig zu, bis er etwa 0,69 mm vom Vorderende entfernt seinen größten Wert erreicht. Hier beträgt die Breite des Ischium 0,99 mm und die Dicke 0,68 mm. Während bei den vorher beschriebenen Phocänen die größte Breite und Dicke in der Gegend der Anheftung der Crura penis zu finden ist, liegt hier der größte Umfang 0,21 mm vor der Anheftungsstelle der letzteren.

Aus dem obigen Verhältnis der größten Breite und Dicke des Ischium läßt sich schon entnehmen, daß nach vorn zu eine nicht unerhebliche Abflachung des Knorpelstabes erfolgt ist.

Das linksseitige Ischium, welches um $^1/_4$ kürzer ist als das rechte, erscheint bei diesem Embryo gestreckter. An ihm kann man ebenfalls zwei laterale Höcker wahrnehmen, welche voneinander durch eine etwas flachere Einbuchtung getrennt sind. Sie sind erheblich kleiner und spitzer als rechterseits und sind mehr nach hinten verlagert, so daß der Vorderhöcker ziemlich auf der halben Länge des Ischium gelegen ist. Auch hier liegt der größte Querdurchmesser des Ischium in der Gegend des Vorderhöckers.

Sieht man wieder die Einbuchtung als Grenze zwischen Vorder- und Hinterpartie der Knorpelspange an, so ist hier der proximale Abschnitt länger als der distale, sie verhalten sich also umgekehrt wie rechterseits. Während ferner rechts der laterale Rand von den Höckern aus nach den beiden Enden zu in ununterbrochener, konvexer Krümmung verläuft, sehen wir linkerseits von den Höckern nach den Enden zu die lateralen Umrisse in konkaver und mehrfach gebogener Linie verlaufen. Letztere stößt auch nicht mit dem medialen Rande des Ischium an den Enden direkt unter spitzem Winkel zusammen, sondern die letzteren sind abgestutzt, so daß man hier von einer proximalen und distalen Endfläche sprechen kann. Der mediale Rand des Ischium ist wie rechterseits konkav gestaltet.

Den auffälligen Größenunterschied beider Ischia kann man wohl kaum als ein ständiges Verhalten ansehen, denn bei zwei etwa ebenso großen Embryonen von Delphinus delphis und Beluga, welche ich ebenfalls in Schnittserien untersucht habe, waren die Ischia rechter- und linkerseits gleich lang, und es bestand bei ihnen beiderseits eine weit größere Aehnlichkeit in der äußeren

Form. Auch hier — bei Delphinus und Beluga — kann man einen im großen ganzen konvexen, lateralen und einen schwach konkaven, medialen Rand unterscheiden, welche beide an den Enden zusammenstoßen.

Es besteht in der Gestalt der Ischia dieser beiden Embryonen große Aehnlichkeit mit dem rechtsseitigen des Phocaena-Embryo No. 7. Namentlich finden wir auch bei ihnen am lateralen Rande eine tiefe Einbuchtung etwa in der Mitte des Ischium gegenüber der Anheftungsstelle der Schenkel des Penis vor, wodurch die ganze Knorpelspange in einen größeren, proximalen und einen kleineren, distalen Abschnitt geteilt wird. Durch diese Einbuchtung erscheint uns der Lateralrand ebenso doppelhöckerig, wie wir das bei Phocaena No. 7 gesehen haben. Ferner findet sich auch noch eine seichte Einschnürung rektal von dem kleineren, distalen Höcker.

3. Zusammenstellung der wesentlichsten Unterschiede der beschriebenen Ischia.

Meine embryologischen Untersuchungen haben zwar eine Bestätigung des mutmaßlichen Vorhandenseins von weiteren Beckenteilen außer dem Ischium oder gar von Gliedmaßenanlagen nicht zu erbringen vermocht, doch ließen sich ganz erhebliche Abweichungen in der Bildung des Beckenrudiments bei jüngeren Embryonen konstatieren.

Besonders auffällig war die Doppelhöckerbildung am lateralen Rande der Ischia bei der embryonalen Phocaena No. 7 sowie auch bei dem etwa gleichgroßen Delphinus und Beluga. Diese Doppelhöcker, welche nicht als zufällige, individuelle Eigentümlichkeiten anzusehen sind, sondern vielleicht bei sämtlichen Denticeten in diesem frühen Embryonalstadium vorkommen, treten bei erwachsenen Tieren, soweit meine eigene Erfahrung und Kenntnis der Literatur reicht, überhaupt nicht auf. Bei letzteren kommt höchstens ein lateraler Winkel vor, der aber nicht konstant ist.

Es ist anzunehmen, daß in der weiteren Entwickelung der eine Höcker völlig verschwindet, und der andere später als lateraler Winkel verbleibt, oder daß ein Zusammenfließen der Höcker nach Verstreichen der sie trennenden Einbuchtung erfolgt und somit der erwähnte Winkel aus beiden hervorgeht. Bei den Phocänen, welche keinen lateralen Winkel aufweisen, werden die Höcker höchst wahrscheinlich in dem früheren Embryonalstadium auch vor-

handen gewesen sein, aber in der weiteren Entwickelung sich verloren haben.

Ob man berechtigt ist, in den Höckern, namentlich in dem proximal gelegenen, die Verbindungsstelle mit einem früher vorhanden gewesenen Ileum zu suchen, oder gar die laterale Einbuchtung als Andeutung des Acetabulum anzusprechen, läßt sich nach den vorliegenden Befunden nicht entscheiden. Letzteres erscheint mir sehr zweifelhaft, denn sonst müßten wir in dem angelegten Beckenrudiment mehr sehen als bloß das Os ischii, welches bei Tieren mit vollständigem Becken doch nur den kaudalen Abschnitt des Acetabulum ausmacht, während die anderen Abschnitte vom Os ilei und Os acetabulare bezw. Os pubis gebildet werden. Mit mehr Wahrscheinlichkeit könnte man in den Höckern die Spina ischiadica und das Tuber ischii, sowie in der Einbuchtung die Incisura ischiadica minor vermuten. Wie dem nun auch sein mag, immerhin muß man in den Doppelhöckern die letzten Andeutungen einer ehemals vollständigeren Anlage des Beckens erblicken. Von nur historischer Bedeutung, verschwinden sie in der weiteren Entwickelung völlig oder werden doch mindestens stark reduziert.

Ein weiterer Unterschied zwischen dem jüngsten Embryo und den übrigen Phocänen besteht in der massigen, plumpen Form des Ischium bei ersterem gegenüber der schlanken Stabform bei den letzteren.

Ob man nun eine Streckung oder aber eine Abnahme des Dicken- und Breitendurchmessers als Ursache der Formveränderung anzusehen hat, darüber würde am sichersten eine Vergleichung des Verhältnisses der Länge des Ischium zu der des Körpers bei den verschiedenen Individuen Auskunft geben. Zu diesem Zwecke habe ich nachstehend eine Tabelle über diese Verhältnisse aufgestellt, in welcher der bequemen Uebersicht wegen die Verhältnisbrüche in der rechten Reihe auf einen gemeinsamen Nenner gebracht worden sind. Die Reihenfolge ist durch das Alter der Tiere bestimmt.

Tabelle II.

Es verhält sich die Länge des Ischium zur Länge des Körpers bei Phocaena

No. 1	wie	7,5/119	oder	ungefähr	wie	6075/97200
„ 2	„	6,5/104,5	„	„	„	6060/97200
„ 3	„	8,1/130	„	„	„	6000/97200
„ 4	„	5,8/112	„	„	„	5046/97200
„ 5	„	3,7/61,9	„	„	„	5830/97200
„ 6	„	2,85/53	„	„	„	5227/97200
„ 7 rechts	„	0,294/7,1	„	„	„	4025/97200

Hieraus folgt, daß sich die relativen Längen der Ischia bei den Phocänen (nach Streichung einer Dezimalstelle) verhalten wie 607 : 606 : 600 : 504 : 583 : 522 : 402. Abgesehen von No. 4 sehen wir also ein beständiges Abnehmen dieser Verhältniszahlen. Die eine scheinbare Ausnahme wird uns klar, wenn wir berücksichtigen daß No. 4 eine weibliche Phocaena ist, und daß bei weiblichen Walen, wie oben gezeigt, das Ischium stets kleiner ist, als bei männlichen. Sehen wir hier also einstweilen von No. 4 ab, so können wir aus obiger Tabelle den Schluß ziehen, daß von dem jüngsten Embryo (No. 7) an aufwärts das Längenwachstum des Ischium in beschleunigter Weise stattgefunden haben muß. Es muß also mit zunehmender Reife eine bedeutende Streckung des Ischium erfolgen, die sich bei dem Anfangs- und Endgliede der Reihe wie 607 : oder etwa wie 6 : 4 verhält d. h. es ist bei der erwachsenen Phocaena das Ischium um $^1/_3$ seiner Länge größer geworden, als man verhältnismäßig nach dem Längenwachstum der Wirbelsäule annehmen konnte.

Man erkennt aus der Tabelle auch, daß ganz besonders in der letzten Zeit der intrauterinen Entwickelung dieses Längenwachstum erheblich schneller vor sich geht, als das des Gesamtkörpers.

Diese Eigentümlichkeit wird um so leichter verständlich, wenn wir berücksichtigen, daß ein ähnliches Verhältnis bereits Eschricht (1841) und gleichfalls auch Daudt für die Wirbelkörper der Lendenschwanzregion nachgewiesen haben. An letzterer findet bei Phocaena ebenfalls ein stärkeres Längenwachstum als an den Brust- oder gar Halswirbeln statt. Es scheint demnach, als erstrecke sich dies nachträglich beschleunigte Wachstum auf sämtliche Organe der Lendengegend, denn in ähnlicher Weise ist es auch für die Nieren von Daudt nachgewiesen worden.

Wie letzterer Autor gleichfalls annimmt, ist die Streckung der Lendenregion als Folge der Anpassung an das Wasserleben anzusehen, denn bei kleinen Embryonen haben wir noch eine ähnliche Körperform wie bei landbewohnenden Säugern. Es tritt bei ihnen noch eine deutliche Abgrenzung der Rumpf- und Schwanzregion in die Erscheinung, wie dies sehr schön an den von Kükenthal abgebildeten Embryonen zu erkennen ist. Bei älteren Embryonen dagegen verliert sich diese Abgrenzung mehr und mehr und verschwindet schließlich ganz und zwar in dem gleichen Maße, wie sich die Streckung der Lendenschwanzgegend vollzieht.

Es ist anzunehmen, daß mithin auch die Streckung des Os

ischii in der Hauptsache als eine Folge der Anpassung an das Wasserleben aufzufassen ist.

Setzen wir in entsprechender Weise den größten Breitendurchmesser des Ischium in Verhältnis zur Länge des letzteren, so erhalten wir folgende Tabelle:

Tabelle III.

Es verhält sich die größte Breite des Ischium zur Länge desselben bei Phocaena

No.	1	wie	0,8/7,5	oder	ungefähr	wie	784/7350
„	2	„	0,8/6,5	„	„	„	904/7350
„	3	„	0,9/8,1	„	„	„	817/7350
„	4	„	0,5/5,8	„	„	„	635/7350
„	5	„	0,55/3,7	„	„	„	1089/7350
„	6	„	0,4/2,85	„	„	„	1032/7350
„	7	„	0,099/0,294	„	„	„	2475/7350

Nach Ausschaltung der weiblichen Phocaena No. 4 sehen wir also hier von den jüngsten Embryonen an mit zunehmender Entwickelung im allgemeinen ein Abnehmen des Breitendurchmessers am Ischium vor sich gehen. Diese Abnahme der Breite erhält ihren höchsten Wert bei den 2 letzten Gliedern der Reihe, also in einer Entwickelungsepoche, wo die Verknöcherung begonnen hat. Hier verhalten sich die Breiten wie 1032:2475 oder etwa wie 2:5. Von No. 6 an aufwärts, d. h. also nach Beginn der Verknöcherung ist die Abnahme der Breite nicht mehr so bedeutend und verhalten sich die Breiten bei No. 1 und 6 nur noch wie 784:1032 oder etwa wie 9:11.

Dieses Verhältnis wird ein noch engeres, wenn wir erwachsene Tiere vergleichen.

Es bleibt nun noch die Veränderung des Dickendurchmessers festzustellen, wie es mit Hilfe der nachstehenden Tabelle geschehen soll:

Tabelle IV.

Es verhält sich die größte Dicke des Ischium zur Länge desselben bei Phocaena

No.	1	wie	0,7/7,5	oder	wie	686/7350
„	2	„	0,6/6,5	„	„	678/7350
„	3	„	0,9/8,1	„	„	817/7350
„	4	„	0,3/5,8	„	„	381/7350
„	5	„	0,4/3,7	„	„	1980/7350
„	6	„	0,3/2,85	„	„	1935/7350
„	7	„	0,068/0,294	„	„	1530/7350

Können wir hier zwar auch noch, besonders bei Vergleichung der Nummern 1, 3 und 5, eine mit fortschreitender Entwickelung abnehmende Dicke des Ischium unschwer erkennen, so ist doch

die Abnahme keine so gleichmäßige mehr wie diejenige des Längen- und Breitendurchmessers.

Die auf Grund der vorstehenden 3 Tabellen durchgeführte Vergleichung der Ischia gipfelt also in folgendem Ergebnis: mit zunehmender Entwickelung erfolgt eine bedeutende Streckung der Längsachse des Ischium, dagegen eine erhebliche Abnahme des Breiten- und des Dickendurchmessers.

In welcher Weise vollzieht sich nun das Längenwachstum dieser knorpeligen Anlage?

Um diesen Vorgang überblicken zu können, wollen wir zunächst versuchen, das Verhältnis der Größenzunahme der einzelnen Abteilungen des Ischium, also namentlich der knorpeligen Ansätze festzustellen.

Am proximalen Ende beträgt die Länge der Knorpelkappe bei Phocaena 1—6 der Reihe nach 0,0, 0,0, 0,1, 0,13, 0,25 und 0,2 cm. Wir haben hier also eine absolute Zunahme der Länge nur von No. 6 zu 5. Es besagt diese Tatsache, daß nur während der intrauterinen Entwickelung mehr Knorpel zugebildet als zu gleicher Zeit an diesem Ende in Knochen umgewandelt wird.

Ferner sehen wir, daß bei No. 1 und 2 die Knorpelbildung am Proximalende bereits völlig aufgehört hat, und damit auch das Längenwachstum.

Wesentlich anders verhält sich dagegen die distale Knorpelkappe. Ihre Länge beträgt bei den Phocänen No. 1—6 nacheinander 0,2, 0,2, 0,8, 0,6, 0,45 und 0,4 cm. — Aus diesen Zahlen folgt, daß trotz der bei jungen Tieren stetig fortschreitenden Verknöcherung von dem jüngsten Embryo an bis hinauf zu dem erwachsenen No. 3 sich weit mehr Knorpelmasse am distalen Ende zugebildet hat, als ursprünglich angelegt war, so daß schon bei No. 6 über ein Drittel mehr knorpelige Substanz am Distalende vorhanden ist, wie bei dem jüngsten Embryo No. 7 die ganze Ischiumanlage (0,294 cm) ausmacht.

Bei No. 3 ist sogar fast dreimal so viel Knorpelmasse vorhanden.

Diese Verhältnisse lassen erkennen, daß bei den 4 jüngsten Phocänen die Knorpelbildung am distalen Ende mit der Knochenbildung nicht nur Schritt hält, sondern sie bedeutend überflügelt. Erst bei den beiden ältesten Individuen (No. 1 und 2), bei denen am Proximalende überhaupt keine Knorpelbildung mehr statthat, scheint letztere aufzuhören.

Es scheinen demnach die distalen Knorpelkappen bei No. 1 und 2 bleibende Ergänzungsknorpel zu sein, wie wir solche ja auch an dem Schulterblatte kennen.

Man könnte nach diesem eigentümlichen Verhalten geneigt sein, anzunehmen, daß das Längenwachstum des Ischium wesentlich vom distalen Ende aus erfolgt.

Dieser Auffassung widerspricht jedoch die Tatsache, daß bei den Individuen mit einem lateralen Winkel (No. 1, 4, 6 und 7) der letztere mit zunehmendem Alter nicht dem Proximalende näher zu liegen kommt, wie es bei überwiegendem Distalwachstum anzunehmen wäre, sondern mehr nach hinten (distalwärts) gerückt erscheint, als wie in den jüngeren Stadien. Letztere Verschiebung des Winkels nach dem distalen Ende zu kann man wohl nur durch stärkeres Längenwachstum am Proximalende erklären.

Zum Schlusse dieses Kapitels sei noch erwähnt, daß für die Reihenfolge nach dem Alter hier nicht, wie sonst vielfach üblich, die Länge des betreffenden Tieres zu Grunde gelegt worden ist, sondern in erster Linie das Verhältnis der Länge des Ischium zu der des Körpers, zweitens die allgemeine Form des Beckenrudimentes und drittens die Ausbildung der Ansatzknorpel.

Der Vollständigkeit halber sei in nachstehender Tabelle eine Uebersicht über das Verhältnis der Ansatzknorpel zur Länge des Ischium gegeben:

Tabelle V.

Es verhält sich die Länge des Knorpelansatzes zu der des ganzen Ischium

a) für das Proximalende		b) für das Distalende	
bei No. 1 wie 0,0/75	= 0/4698	bei No. 1 wie 0,2/0,75	= 125/4698
„ „ 2 „ 0,0/6,5	= 0/4698	„ „ 2 „ 0,2/6,5	= 144,5/4698
„ „ 3 „ 0,1/8,1	= 58/4698	„ „ 3 „ 0,8/8,1	= 464/4698
„ „ 4 „ 0,13/5,8	= 105,3/4698	„ „ 4 „ 0,6/5,8	= 486/4698
„ „ 5 „ 0,25/3,7	= 317,5/4698	„ „ 5 „ 0,45/3,7	= 571,5/4698
„ „ 6 „ 0,2/2,85	= 330/4698	„ „ 6 „ 0,4/2,85	= 660/4698

Wir erkennen hieraus, daß die Vergleichswerte sowohl für die proximalen als auch für die distalen Ansatzknorpel allmählich ansteigen und sich verhalten a) wie 58 : 105,3 : 317,5 : 330 und b) wie 125 : 144,5 : 464 : 486 : 571,5 : 660.

Es entspricht also dieses regelmäßige Verhalten in überraschender Weise der Reihenfolge in Tabelle I (cf. p. 261) und bestätigt somit die Richtigkeit der obigen Gruppierung nach dem Alter.

Bis zu einem gewissen Grade kann man also wohl behaupten,

daß bei gleichem Geschlecht ein Tier um so jünger ist, a) je größer die Endknorpel sind im Verhältnis zur Länge des Ischium, und b) je kleiner das Ischium ist im Verhältnis zur Körperlänge.

II. Die an das Beckenrudiment sich anheftenden Weichteile.

1. Die Crura penis in Verbindung mit dem Os ischii.

An dem medialen Rande des Os ischii entspringen, völlig vom Musculus ischio-cavernosus bedeckt, die Crura penis als kräftige, fast cylindrisch geformte Wülste, welche bei Phocaena No. 3 vom proximalen Ende des Os ischii 2,7 cm, vom distalen Ende 1,8 cm entfernt bleiben. In der Mitte der Sitzbeine etwa sind sie 2,2 cm breit und 1,7 cm dick[1]). Die Länge der Crura bis zu ihrer gegenseitigen Vereinigung zum Penis beträgt 6,5 cm (Fig. 6 *cp*).

Außen sind sie von einer gelblich-weißen fibrösen Hülle, der Tunica albuginea, umschlossen, welche sich nach innen in ein System von Balken und Bälkchen auflöst und so das schwammige, erektionsfähige Maschengewebe herstellt.

Die Stelle, wo sich jedes Crus am Os ischii anheftet, ist länglich-oval und mißt im Sagittaldurchmesser 3,5 cm, in dem darauf senkrechten Durchmesser jedoch nur 1 cm.

2. Das Ligamentum interischiadicum s. interpelvicum.

Als „interpelvic ligament" bezeichnet Struthers (1881) eine Bandmasse, welche sich bei Balaena zwischen den beiden Sitzbeinen ausbreitet und an dieselben angeheftet ist. Eine ebensolche Bandmasse findet sich auch bei Phocaena zwischen den beiden Ischia vor. Sie beginnt etwa 0,7 cm hinter dem proximalen Ende der Sitzbeine, heftet sich an dem dorso-medialen Rand der letzteren an und reicht nach hinten bis ungefähr zur Mitte der Ossa ischii (Fig. 5 *b*).

Die Struthers'sche Bezeichnung ist etwas ungenau. Ich möchte daher die Bandmasse präziser Ligamentum interischiadicum oder interischiale nennen.

Das Ligamentum interischiadicum läßt sich am besten zur Anschauung bringen, wenn man die Blase und den die Pars

---

1) Wo nichts Besonderes bemerkt, sind die Maßangaben der Phocaena No. 3 entnommen.

prostatica umhalsenden kräftigen Musculus constrictor urethrae transversus (sive WILSONschen Muskel), wodurch die Bandmasse dorsal bedeckt wird, entfernt. Das Ligament erscheint dann als eine kraterartige oder napfähnliche Vertiefung, in welcher der fast apfelrunde WILSONsche Muskel bequem seine Lage hat. Diese Vertiefung hat jedoch keine gleichmäßig abgeschrägten Flächen, sondern es lassen sich eine äußere flachere Abteilung (Fig. 5 *b'*) und eine mittlere tiefere Grube (Fig. 5 *b''*) unterscheiden. Die letztere ist von breit-elliptischer Gestalt und hat einen sagittalen Durchmesser von 3,8 cm und einen queren von 3,2 cm.

In der vorderen Hälfte ist der Boden der Grube von einem herzförmigen Ausschnitt (Fig. 5 *c*) unterbrochen, welcher mit seinem breiten Rande oralwärts und mit seiner Spitze kaudalwärts gerichtet ist. Am breiten Rande dieses Ausschnittes ist beim Männchen die Durchtrittsstelle der Harnröhre, beim Weibchen kommt hierzu noch die Scheide; im übrigen ist der Ausschnitt mit lockerem Bindegewebe ausgefüllt.

Der Längsdurchmesser des herzförmigen Ausschnittes mißt 1,9 cm, während der quer verlaufende Durchmesser nur 1,4 cm ausmacht. Weniger regelmäßig als die mittlere tiefere Grube ist die äußere sie umschließende flachere Abteilung (Fig. 5 *b'*) gebildet, welche sich zur ersteren etwa wie der Rand eines Suppentellers zur napfförmigen Vertiefung verhält.

Am distalen Ende ist dieser abgeschrägte Rand am schmalsten, verbreitert sich dann nach vorn und außen zu und erreicht etwa in der Mitte des Os ischii mit 1,7 cm seine größte Breite. In der Nähe der Austrittsstelle der Harnröhre ist er nur noch 0,7 cm breit.

Im großen ganzen entspricht die äußere Begrenzungslinie der flacheren Abteilung des Kraters etwa den Umrissen einer breiten Niere mit kaudalwärts gerichtetem Hilus.

Soweit das Ligamentum interischiale die Penisschenkel dorsalwärts bedeckt, verschmelzen seine Fasern innig mit der Tunica albuginea des Schwellkörpers.

In dem zwischen Os ischii und dem Penis gelegenen freien, d. h. nicht mit der Tunica albuginea verwachsenen Teile des Ligamentum interischiadicum kann man grobe, weiße Fascikel (Fig. 6 *fa*), welche dicht nebeneinander gelagert sind und vom Os ischii fächerförmig auseinandergehen, von den im übrigen stark verfilzten, feineren Sehnenfasern unterscheiden. Dem freien, von ihnen überbrückten Raum zwischen Penis und Ischium ent-

sprechend, sind diese stärkeren Faserbündel am proximalen Rande am längsten und verkürzen sich allmählich in kaudaler Richtung.

Die Gesamtheit der zuletzt beschriebenen derben Bindegewebsfascikel, welche vom proximalen Viertel des Os ischii zur latero-dorsalen Fläche des Schwellkörpers der Rute in schräger Richtung nach vorn und medial sich hinziehen, entsprechen vielleicht den Bändern der Rute beim Pferde, welche als Ligamenta ischio-cavernosa, Sitzbeinrutenbänder oder Aufhängebänder der Rute, bezeichnet werden.

Den beiden schräg von der latero-kaudalen Richtung nach der Mittelebene zu sich hinziehenden Vorderrändern des Ligamentum interischiadicum entsprechen als kaudale Begrenzung zwei sichelförmige, wulstartige Auftreibungen (Fig. 5 *b'''*), welche sich wie niedrige Rückenlehnen für die rechte und linke Portion des Wilsonschen Muskels ausnehmen. Diese sichelförmigen Wülste stoßen in der Mittellinie zusammen und sind mit ihren konvexen Flächen kaudalwärts gerichtet. Ihre größte Dicke, etwa 1,3 cm von der Mittellinie entfernt, beträgt 0,5 cm. Ihre Spannweite, jederseits durch eine Linie gemessen, welche ihr medianes Ende mit dem lateralen am Ischium anstoßenden verbindet, beläuft sich auf 3,5 cm.

Von Rapp wird dieses Ligamentum interischiadicum (1837) als „eine starke Aponeurose, die von dem Vorderende des einen Beckenknochens zu dem des anderen hinübergeht und mit der oberen Seite der Wurzel des Corpus cavernosum verwachsen ist“, ebenfalls erwähnt. Nach v. Baer (Isis, 1826) ist diese Sehnenausbreitung als ein „fibröses Becken“ aufzufassen.

Vielleicht läßt sie sich mit den an der oberen und unteren Fläche des Sitzbeines quer verlaufenden Bandfasern, welche nach Leisering und Müller (1885) beim Pferde mit der Knochenhaut und mit dem Faserknorpel der Sitzbeinfuge verschmelzen, homologisieren. Diese Bandfasern haben denselben Verlauf wie die an der dorsalen und ventralen Fläche des Os pubis als Ligamentum arcuatum beschriebenen Fascikeln, liegen aber weiter nach hinten.

Die von Pander und d'Alton in ihrem Atlas (1827) gebrachte schlechte Abbildung des Ligamentum interischiadicum bei Delphinus phocaena war jedenfalls nach einem eingetrockneten Präparat gezeichnet worden und hat deshalb wohl Rapp verleitet, den beiden Verfassern die Annahme eines „quer verlaufenden, platten, unpaaren Knochens, der die beiden fast cylindrischen Beckenknochen verbinden soll“, zuzuschieben, trotzdem diese Idee

aus dem begleitenden, leider nur kurzen Text, keineswegs herausgelesen werden kann. Meiner Ansicht nach geht aus den Worten „sie liegen getrennt im Fleische neben dem After“ zweifellos hervor, daß die Autoren nur die zwei symmetrisch gelegenen Ossa ischii im Sinne hatten, welche durch ein sehniges Ligament verbunden sind.

Wohl nach derselben Abbildung gibt auch Mayer (1835) an, daß eine aus zwei platten Knochenstücken bestehende Querverbindung der Beckenknochen vorhanden sei.

Rapp, welcher eine große Zahl von Phocänen auf dieses knöcherne Verbindungsglied zwischen den Ossa ischii hin untersucht hat, konnte selbst niemals weder beim Männchen noch Weibchen, wie er ausdrücklich hervorhebt, einen solchen Knochen auffinden.

3. Das Aufhängeband (Ligamentum suspensorium) des Os ischii.

Als einzige direkte Verbindung des Os ischii mit der Wirbelsäule findet sich ein 3 cm breites fibröses Band vor (Fig. 14 *L.s*), welches von den Querfortsätzen der darüber gelegenen Wirbel entspringt. Es heftet sich derartig am lateralen Rande des Os ischii an, daß das Proximalende des letzteren um 0,5 cm und das Distalende um fast 3 cm nach vorn bezw. nach hinten frei hervorragen.

Die Fasern dieses kräftigen Sehnengurtes verlaufen regelmäßig parallel zueinander in einem kranialwärts offenen, leicht geschwungenen Bogen nach unten, bis sie das Os ischii erreichen. Die dorso-mediale Fläche des Aufhängebandes ist dem bei Phocaena mächtig entwickelten Musculus flexor caudae zugewendet. Die ventro-laterale Fläche des Bandes ist von der Sehne des geraden Bauchmuskels und dem inneren schiefen Bauchmuskel bedeckt.

Es hält natürlich schwer, für dieses Aufhängeband ein Homologon bei Tieren mit vollständigem Becken zu finden. Am meisten scheint es mir dem Ligamentum sacro-spinosum zu entsprechen, das nach Brösicke (1895) und auch nach dem Atlas von Heitzmann (1886) von der Spina ossis ischii zum Seitenrande des Kreuzbeines sich erstreckt. Mit dem zwischen der Tuberositas ischii und dem Seitenrand des Kreuzbeines ausgespannten Ligamentum sacro-tuberosum kann man es nicht gut in Beziehung bringen, denn die Anheftung des Aufhängebandes erfolgt mehr am proximalen Teil des Ischium, und dürfte man doch die Tuberosi-

tas ischii wohl nur dem kaudalen Ende des Sitzbeines bei Phocaena vergleichen. Die Spina ischiadica dagegen dürfte sehr wohl dem bei einigen Phocänen am Lateralrande des Ischium ausgebildeten Winkel homolog sein, so daß man das am lateralen Winkel und in der Nähe desselben sich anheftende Aufhängeband um so sicherer als Homologon des Ligamentum sacro-spinosum ansprechen kann.

Die Bedeutung dieses Aufhängebandes für das Os ischii ist unschwer zu erkennen. In Verbindung mit dem der anderen Seite fixiert es die beiden unter sich durch das Ligamentum interischiadicum zusammengehaltenen Sitzbeine, so daß seitliche Verschiebungen der letzteren so gut wie gar nicht erfolgen können.

Fassen wir die beiden Aufhängebänder (rechts und links) und das medial zwischen ihnen gelegene Ligamentum interischiadicum als einen einzigen Sehnengurt auf, in den die beiden Ossa ischii nur als Versteifungen eingeschoben sind, so kann man sich leicht vorstellen, daß dieser große, quer über beide Musculi flexores caudae hinwegziehende Sehnengurt bei der Kontraktion dieser mächtigen Muskelbäuche straff angespannt wird. Diese Spannung kann in etwas noch durch die Kontraktion des Musculus Wilsoni gesteigert werden und dadurch eine seitliche Verschiebung der Ossa ischii verhindern. Dieses Moment ist von hoher Bedeutung für den Begattungsakt, besonders, wenn durch entsprechende, anderweitige Einrichtungen, die weiter unten abgehandelt werden sollen, auch die kaudo-kraniale Verschiebung verhindert und somit eine völlige Feststellung der Sitzbeine als Stützplatten für die Crura penis ermöglicht wird.

4. Die Fascia transversa.

Soweit die Ossa ischii von dem Ligamentum interischiale bezw. den beiden Sitzbeinrutenmuskeln frei bleiben, heften sich an dem Medialrande ihres Proximalendes die hier sehr verstärkten Fasern der Fascia transversa an. Sie verlaufen dorsal vom Penis in einem kranialwärts konvexen Bogen.

Von der ventralen Fläche läßt sich ein Teil dieser starken Sehnenausbreitung am bequemsten zur Anschauung bringen, wenn man hinter dem Eingang zur Penistasche die Speckhaut entfernt, und — wie es in Fig. 13, 14, 15, 16 *F. tr* geschehen — den in Form eines liegenden lateinischen *S* gewundenen Penis zur Seite zieht. Sie zeigt sich uns dann als ein glänzend weißes, gleich-

schenkliges Sehnendreieck, dessen etwa 4,6 cm breite Basis sich zwischen den beiden Ossa ischii ausstreckt, während seine Spitze kranialwärts gerichtet ist. Die beiden nach der Medianlinie zu leicht konvex gekrümmten Schenkel dieses spitzwinkligen Sehnendreieckes werden durch die beiden Musculi recti abdominis markiert, welche ca. 15,4 cm hinter dem Nabel und ca. 16—17 cm vor den beiden Sitzbeinen in latero-kaudaler Richtung divergieren. Durch ihr Auseinanderweichen stellen sie zwischen ihren starken Muskelbäuchen eine dreieckige Vertiefung her, welche zur Aufnahme des kräftigen und im nicht erigierten Zustande *S*-förmig gewundenen Penis dient. Durch dieses Auseinanderweichen der geraden Bauchmuskeln ist es meines Erachtens einzig zu erklären, daß sich an der äußeren Leibeswand von Phocaena und seinen Verwandten nichts von dem Verlauf oder der Lage des Penis erkennen läßt.

Die Schenkel des Sehnendreieckes, jenes medialen Teiles der Fascia transversa, sind auch nach völligem Entfernen der geraden Bauchmuskeln deutlich erkennbar (Fig. 14 *F.tr*). Es sind die Linien, in denen die fibröse Scheide der Musculi recti innig mit der Fascia transversa verwächst. Man erhält, wenn man die beiden Muskeln vorsichtig lospräpariert hat, den Eindruck, als ob die Linea alba sich ca. 15 cm hinter dem Nabel in zwei Schenkel spaltet, welche nach hinten auseinanderweichen.

Ich bin geneigt, dieses Sehnendreieck dem von Henle (1855) beschriebenen Adminiculum lineae albae zu vergleichen. Man muß sich dann natürlich diese kleine gleichseitige, dreieckige Platte, welche mit freiem, konkavem Rande über der Schambeinfuge ausgespannt ist und aufwärts in eine zwischen die geraden Bauchmuskeln eindringende Spitze ausläuft, entsprechend vergrößert denken.

Ueber die zwei Schenkel des Sehnendreieckes hinaus setzt sich die Fascia transversa bei Phocaena in latero-dorsaler Richtung fort und wird jenseits der Arteria epigastrica inferior (Fig. 14), welche etwa den Verlauf der medialwärts konkaven Linea semilunaris Spigeli sowie die mediale Grenze des Musculus transversus abdominis bezeichnet, vom letzteren außen bedeckt.

In der Struktur unterscheidet sich der lateral von den beiden Schenkeln des Sehnendreieckes sich hinziehende Teil der Fascia auffällig durch seine ganz außerordentlich schwächere Ausbildung und die mit Abnahme der Dicke der Sehnenausbreitung Hand in Hand gehende weniger intensiv weiße Farbe. Die Richtung und der Verlauf der einzelnen Sehnenfasern, welche das ganze Sehnen-

blatt zusammensetzen, sind jedoch in beiden Abschnitten einander entsprechend: nämlich in nach vorn konvexem Bogen.

Es verdient noch hervorgehoben zu werden, daß die Sehnenfasern, wie es sich in dem Sehnendreieck am besten erkennen läßt, je näher der Spitze des Sehnendreieckes, desto flacher gekrümmt sind, dagegen nach hinten zu allmählich einen immer kleineren Krümmungsradius aufweisen und zwischen den beiden Vorderenden der Ossa ischii in einem völligen Halbkreise den Musculus Wilsoni von vorn her umschließen.

Ein Teil dieser zwischen den Sitzbeinen bogig ausgespannten Sehnenfasern verschmelzen an ihren lateralen Enden mit den medialen Sehnenschenkeln der Musculi retractores ischii (Fig. 7 *a''*), welche sich am Proximalende der Ossa ischii anheften. Ein anderer Teil, welcher sich kragenartig an dem Musculus Wilsoni aufkrempelt (Fig. 7 *kr*) und an der oralen Fläche des letzteren wie ein ca. 3 mm hoher Sehnenrand als die hinterste Begrenzung der Fascia transversa senkrecht zu der übrigen Partie der Fascia steht, verschmilzt jederseits mit der Hauptsehne des Musculus retractor ischii (Fig. 7 *a*).

Der kragenartig aufgekrempelte Hinterrand entspricht dem von Struthers bei Balaena mysticetus als „horse-shoe septum" seiner Form entsprechend bezeichneten Sehnengurt.

Aus der eigentümlichen Anordnung der vorn schwach gekrümmten, dicht vor dem Musculus Wilsoni dagegen stark konvexen Sehnenfasern der Querbinde läßt sich unschwer erkennen, daß die verschiedene Krümmung der Fasern nur durch den vom Musculus retractor ischii (Fig. 7 *r.i*) ausgeübten Zug in kaudaler Richtung hervorgerufen ist. Dieser Muskelzug übte natürlich eine um so stärkere formative Wirkung aus, je unmittelbarer er sich einerseits auf die mehr rektal gelegenen Fasern geltend machen konnte, und je näher andererseits die Sehnenbündel dem Musculus Wilsoni lagen, welcher gewissermaßen ein Widerlager bildete, über welchem die Sehnenfasern gebogen wurden.

5. Der Musculus ischio-cavernosus.

Dieser Muskel tritt nach Entfernung der Speckhaut vor dem After jederseits als kräftiger Muskelbauch bei den männlichen Phocänen (Fig. 5, 11—17 *i.c*) zwischen den vor dem After nach vorn ziehenden blassen Musculi retractores penis (Fig. 17 *r.p*) und dem Musculus obliquus abdominis internus (Fig. 17 *obl. int*) zu Tage.

Dieser bauchig vorspringende Muskel hüllt die Crura penis von der ventralen, oralen und kaudalen Seite völlig ein, indem er, dicht an die Crura penis sich anschließend, an der ganzen ventralen Fläche des Os ischii bis zum lateralen Rande, ferner an dem medialen Rande sowie teilweise auch auf der medialen Hälfte der dorsalen Fläche des Knochens entspringt.

Nach Bloßlegung des Muskels ist daher auch von dem Os ischii nichts zu sehen; man kann den lateralen Rand des Knochens nur an der äußeren Begrenzungslinie des Musculus ischio-cavernosus durchfühlen. Seine Muskelfasern laufen sämtlich parallel zueinander in schräger Richtung nach vorn zur Mittelebene hin, mit letzterer einen vorn stumpfen Winkel von etwa $1^1/_2$ Rechten bildend.

Die Umrisse des Muskels bilden ungefähr ein Parallelepiped mit einer vorderen und hinteren kurzen Seite und einer lateralen und medialen langen Seite.

Der mediale, gerade von hinten nach vorn sich erstreckende Rand ist ca. 7,5 cm lang und stößt nach der Medianen zu an den Musculus bulbo-cavernosus.

Der dem medialen parallel gerichtete laterale Rand entspricht mit 7,5 cm Länge dem gleichnamigen Rande des Os ischii und ist auch genau wie letzterer nach außen konvex gekrümmt. Er berührt den dorsal über dem Os ischii von vorn nach hinten sich hinziehenden mächtigen Musculus flexor caudae.

Der vordere Rand streicht, am Proximalende des Os ischii beginnend, schräg nach vorn zur Mittelebene, ist ca. 5,6 cm lang und grenzt an den inneren schiefen und geraden Bauchmuskel.

Der ihm parallele hintere Rand zieht vom Distalende des Os ischii schräg nach vorn zur Mittelebene hin und ist nur 4,2 cm lang. Er stößt mit dem Hinterrande des Musculus ischio-cavernosus der anderen Seite in der Mittellinie unter einem nach hinten offenen Winkel von ca. 1 R zusammen und grenzt unmittelbar an den Musculus retractor ischii, mit dem er durch straffes Bindegewebe verbunden ist.

In dem Winkel, welchen die Hinterränder miteinander bilden, treten das Endstück des Mastdarmes sowie die beiden nach dem Vorderende des Penis ziehenden und zu einem blassen Strange vereinigten Musculi retractores penis hervor.

Außer den beschriebenen 4 Rändern unterscheiden wir an dem Musculus ischio-cavernosus noch eine ventrale und dorsale Fläche.

Die erstere tritt stark konvex hervor und wird unmittelbar

von der Speckhaut bedeckt bezw. von dem kräftig entwickelten, vom After bis zur Brustflosse sich erstreckenden Bauchhautmuskel, dessen Fasern in seinem hinteren Abschnitt quer von rechts nach links an der Innenseite der Speckhaut sich ausbreiten.

Die dorsale Fläche des Musculus ischio-cavernosus umschließt von unten und hinten her das Crus corporis cavernosi seiner Seite und ist dementsprechend ausgehöhlt.

Die wirkliche Dicke des Muskels übersieht man erst, wenn man denselben sorgfältig von dem Crus penis lospräpariert hat.

Die Dicke seiner Wand beträgt alsdann am Vorderende 0,3 cm, in der Mitte 0,5 cm und an seinem Hinterrande 1,1 cm.

Seiner Funktion nach steht der Musculus ischio-cavernosus auch bei Phocaena in gewisser Beziehung zur Erektion des Penis. Er vermag bei seiner Kontraktion die Crura penis gegen das Os ischii anzupressen und damit den Abfluß des venösen Blutes zu verhindern und trägt also dadurch auch zum Zustandekommen der Erektion bei.

Außer dieser Aufgabe kommt bei den Walen noch eine andere Seite der Funktion in Betracht, welche bei Tieren mit vollständigem Becken ausgeschlossen ist. Bei gleichzeitiger Kontraktion vermögen sie die Ossa ischii nach vorn und nach der Mittellinie hin zu bewegen, und zwar so weit, als der Musculus retractor pelvis und das seitliche Aufhängeband der Ossa ischii diese Bewegung zulassen.

Die Regel ist jedoch die, daß die Sitzbeine mitsamt den Musculi ischio-cavernosi durch die Retractores ischii nach hinten gezogen werden, und zwar so weit, als es die Fascia transversa gestattet. Tritt dabei nun die Kontraktion der Musculi ischio-cavernosi ein, so erfolgt durch die gleichzeitige Tätigkeit der beiden antagonistisch wirksamen Muskeln eine Feststellung der Ossa ischii.

Diese Mitwirkung des Musculus ischio-cavernosus bei der Feststellung der Sitzbeine erklärt meines Erachtens auch die kräftige Ausbildung dieses Muskels bei den Walen.

6. Der Musculus constrictor s. compressor urethrae transversus, Quermuskel der Harnröhre oder WILSONscher Muskel.

Dieser Muskel (Fig. 7 und 8 *m.W*) umfaßt mit dem anderseitigen zusammen die Pars prostatica der Harnröhre. Er wird von der, seiner fast apfelförmigen Gestalt entsprechenden, grubigen Vertiefung auf der dorsalen Fläche des Ligamentum interischia-

dicum (Fig. 5*b*) aufgenommen. Seine Fasern sind grob. In der Mittelebene sind beide Muskeln durch eine feine Naht fest verbunden. Sein kaudaler Rand lehnt sich an die sichelförmige Wulst des Ligamentum interischiadicum an. Auf der rechten bezw. linken Seite werden die beiden Muskeln flankiert von den Flechsen des Musculus retractor ischii, die sich am Proximalende des Os ischii anheften. Von vorn her wird er umfaßt von dem halbkreisförmigen Sehnengurt, der den Hinterrand der Fascia transversa bildet und sich mit jenen Flechsen verbindet (Fig. 7 *kr*). Dorsal stößt der Wilsonsche Muskel an die Excavatio vesico-rectale an, welche von dem blindsackartig nach hinten zu sich ausstülpenden Bauchfell gebildet wird.

Der transversale Durchmesser, durch beide vereinigten Muskeln gezogen gedacht, mißt 5 cm, der von vorn nach hinten nur 4,5 cm.

Bei seiner Kontraktion vermag der Muskel 1) den Inhalt aus der Vorsteherdrüse, welche er umgreift, herauszupressen, 2) den Verschluß des Blasenhalses durch den nach Art eines Schwellkörpers erektilen Colliculus seminalis zu unterstützen und 3) durch die bei seiner Kontraktion erfolgende Versteifung und Aufrichtung den vom Ligamentum interischiale und den beiden Ligamenta suspensoria ischii hergestellten Sehnengurt etwas zu spannen und dadurch auch zur Feststellung der Ossa ischii beizutragen.

Letztere Funktion ist allerdings nur gering gegenüber der im gleichen Sinne wirkenden Kontraktion des Musculus flexor caudae. Sie kommt bei Tieren mit vollständigem Becken ebensowenig vor, wie die vorher besprochene Beteiligung der Musculi ischio-cavernosi an der Feststellung der Sitzbeine.

7. Der Musculus retractor ischii.

Mit diesem Namen bezeichnet Stannius (1849) einen kräftigen, paarigen Muskel, der sich vom Os ischii ab an der Ventralfläche des mächtigen Beugemuskels des Schwanzes nach hinten zieht und nach außen zu nur von der Speckhaut bedeckt wird. Es ist derselbe Muskel, der von Rapp als Musculus ischio-caudalis und von Murie als Musculus pubo-ilio-coccygeus aufgeführt wird (Fig. 6, 7, 8, 11—17 *r. i*).

Der Muskel hat ungefähr die Gestalt einer spitz ausgezogenen dreiseitigen Pyramide, deren Basis am Beckenrudiment liegt und deren Spitze bis zum 9. Paar der an den Schwanzwirbeln angebrachten Hämapophysen reicht. Mit seiner medialen Fläche

stößt er an den gleichnamigen Muskel der anderen Seite, mit welchem er sich innig verbindet, so daß man beide in ihrer hinteren Hälfte kaum voneinander als besondere Muskeln trennen kann.

Die dorsale Fläche liegt dem Musculus flexor caudae unmittelbar an, so daß sie der ventralen rundlichen Vorwölbung des letzteren entsprechend etwas ausgehöhlt ist. Die ventrale, leicht konvexe Fläche ist von einer derben Fascie überzogen und wird nur von der äußeren Speckhaut bedeckt.

Der Muskel hat nahe der Mittelebene seine größte Dicke und nimmt allmählich nach dem lateralen Rande des Muskels ab. Seine Muskelfasern entspringen zum kleineren Teil an den unteren Enden der 9—10 ersten Hämapophysenpaare, welche nach ihrer Form als „les os en V“ von Frédéric Cuvier, von den englischen Schriftstellern als „chevron bones“ bezeichnet werden.

Der größte Teil der Fasern des Musculus retractor ischii dagegen nimmt seinen Ursprung auf der den Musculus flexor caudae umkleidenden Sehnenausbreitung und verläuft dann ebenso wie die an den Hämapophysen entspringenden Muskelfasern nach vorn und etwas nach außen.

In der Gegend des Afters trennen sich die beiden bisher verbunden gewesenen Muskelpyramiden der rechten und linken Seite und gehen, das Endstück des Mastdarmes beiderseits lateral umfassend, nach vorn und etwas nach außen weiter, um sich am Os ischii und dem Ligamentum interischiadicum anzuheften. Es werden also der After sowie die vor ihm an die Ventralfläche tretenden Musculi retractores ischii vorn von den beiden Musculi ischio-cavernosi umfaßt.

Mit dem Hinterrande und der Dorsalfläche der beiden Sitzbeinrutenmuskeln, sowie ganz besonders mit den Hinterenden der Ossa ischii sind die Musculi retractores ischii durch straffes Bindegewebe verbunden.

Im Innern des Muskels, etwa im vorderen Drittel, tritt eine flächenartig verbreiterte, platte Sehne auf (Fig. 7 *a'''*), welche sich am besten darstellen läßt, wenn man von der dorsalen Fläche des Muskels aus die neben dem After liegenden Muskelfasern wegschabt. Dieses Sehnenblatt heftet sich mit schwächeren, schräg nach vorn und medialwärts verlaufenden Fasern an der oben beschriebenen sichelförmigen Wulst des Ligamentum interischiadicum an. Die kräftigere, strangartig verdickte, laterale Partie der Sehne verläuft, mit den medialen Sehnenfasern einen oral spitzen Winkel

bildend, nach vorn und etwas nach außen, also in derselben Richtung, welche auch die Muskelfasern verfolgen. Sie tritt, dicht der lateralen Seite des WILSONschen Muskels anliegend, etwa $3^1/_2$ cm hinter dem Proximalende des Os ischii als ca. 2,5 mm breite Flechse (Fig. 8a) frei aus den Muskelfasern hervor.

Man kann die strangartig verdickte, laterale Partie der Sehne mit dem Schaft einer Feder vergleichen, von dessen medialem Rande innerhalb der Muskelfasern schräg nach vorn und innen fibröse Fiederästchen einseitig abgehen. Die Flechse ist also halbgefiedert.

Knapp 2 cm vor dem Vorderende des Os ischii spaltet sich die Flechse des Musculus retractor ischii in zwei Schenkel, von denen der laterale (Fig. 7 *a'*) 0,3 cm vom Proximalende des Sitzbeines entfernt sich an dessen oberer Fläche anheftet, während der mediale (Fig. 7 *a''*) sich nochmals in zwei Stränge teilt, von welchen der äußere sich unmittelbar vor dem lateralen Schenkel am Ischium anheftet und der innere, mit dem hinteren Rande der Fascia transversa zusammenfließend, im Bogen nach dem entsprechenden medialen Strang der andersseitigen Flechse verläuft und mit ihm verschmilzt. Auf diese Weise entsteht der bereits oben als Teil der Fascia transversa beschriebene, kragenartig aufgekrempelte Sehnenstrang, welcher gurtartig den WILSONschen Muskel an seinem Vorderrande umzieht (Fig. 7 *kr*).

Durch den zwischen beiden Schenkeln *a'* und *a''* entstehenden Schlitz tritt ein von der Arteria dorsalis penis entspringendes Gefäß hindurch, das, nach vorn und innen verlaufend, an die Blase herantritt.

Die Funktion dieses Muskels besteht, wie aus seinen Anheftungsstellen hervorgeht und STANNIUS in dem Namen zum Ausdruck gebracht hat, wesentlich darin, die beiden unter sich verbundenen Ossa ischii nach hinten zu ziehen. Da dieser Bewegung nach hinten eine nicht überschreitbare Grenze durch die gleichzeitig bewirkte Ausspannung der an den Vorderenden der Sitzbeine angehefteten Fascia transversa gesetzt ist, so beschränkt sich bei gleichzeitiger Feststellung der Schwanzwirbel die Tätigkeit des Musculus retractor ischii wesentlich auf eine Feststellung der Ossa ischii.

Der meines Erachtens ihm homologe Musculus coccygeus oder Seitwärtszieher des Schweifes beim Pferde und Rinde entspringt, wie auch LEISERING (1885) angibt, an der inneren Fläche des Kreuzsitzbeinbandes und endigt an den Querfortsätzen der ersten

4 Schwanzwirbel. Bei diesen Tieren vermag der Muskel das Becken natürlich nicht zu bewegen, hier zieht er nur, einseitig wirkend, den Schweif zur Seite oder vermag, beiderseitig sich kontrahierend, als Antagonist der Hebermuskeln des Schweifes letzteren ventralwärts zu beugen.

Diese beiden Funktionen des Seitwärtsziehens und Beugens übt der Musculus retractor ischii auch bei Phocaena aus, wenn bei festgestelltem Ischium der Schwanz gebeugt oder schräg nach abwärts gezogen werden soll. Jedoch fällt der Hauptanteil an dieser Aufgabe dem ihm auch an Masse weit überlegenen Musculus flexor caudae (Fig. 9—17 *fl.c*) zu, so daß der Musculus retractor ischii den letzteren höchstens hierin zu unterstützen vermag.

8. Die Bauchmuskeln.

Da bei Tieren mit vollständigem Becken die Bauchmuskeln teils unmittelbar durch ihre Sehnen, teils durch Vermittelung des Ligamentum Pouparti sich am Becken anheften, so läßt sich hier eine Erörterung dieser Muskeln um so weniger umgehen, als sie erstens sich bei Phocaena wesentlich anders verhalten und zweitens für das Verständnis der Umgestaltung des Zahnwalbeckens zum Teil von hoher Bedeutung sind.

a) Der Musculus obliquus abdominis externus

entspringt fleischig als dünner breiter Muskel an der Außenfläche der Rippen mit mehreren Zacken, welche mit denen des Musculus serratus anticus major abwechseln, und zieht dann, wie seine Fasern deutlich erkennen lassen, medio-ventral nach hinten. Wie auch Stannius mitteilt, heftet sich der Obliquus abdominis externus nicht am Beckenrudiment an, sondern „hört 6—7 Zoll von demselben auf“ (Fig. 16, 17 *Obl. ext*).

b) Der Musculus obliquus abdominis internus

entspringt: 1) an der Lamina superficialis der bei Phocaena besonders derben Fascia lumbo-dorsalis, welche, an den Dornfortsätzen sich anheftend, den Musculus erector trunci überzieht; 2) an den Querfortsätzen des 38. und 39. Wirbels, d. h. nach der weiter unten nachgewiesenen Anordnung: an den Querfortsätzen des 12. und 13. Schwanzwirbels. Seine Fasern ziehen in schräger Richtung nach vorn und unten (oro-ventral) und gehen am lateralen

Rande des geraden Bauchmuskels in eine Sehnenausbreitung über, welche, in ein ventrales und dorsales Blatt gespalten, zur Verstärkung der beiden Blätter der fibrösen Scheide des geraden Bauchmuskels beitragen. In der Mittelebene verschmelzen beide Blätter mit der Linea alba bezw. mit dem oben beschriebenen Sehnendreieck (Fig. 14—17 *obl. int*).

Die hintere Partie dieses breiten Bauchmuskels bedeckt von außen die kaudale Endsehne sowie den hinteren Abschnitt des Muskelbauches vom geraden Bauchmuskel. Die hintersten Fasern des Musculus obliquus internus stoßen an den Musculus ischiocavernosus an, dessen Fasern parallel denen des inneren schiefen Bauchmuskels verlaufen.

Eine Anheftung an das Os ischii erfolgt nicht.

c) Der Musculus rectus abdominis

ist ein stark bauchiger, langer Muskel (Fig. 14 u. 15 *R. abd*), welcher, vom Brustbein und den Knorpeln der wahren Rippen entspringend, parallel und dicht neben dem gleichnamigen Muskel der anderen Seite anfänglich in gerader Richtung nach hinten streicht, sich jedoch in der Gegend der Penistasche, d. h. 14,6 cm hinter dem Nabel von dem andersseitigen Muskel lateralwärts entfernt und dann schräg nach hinten und oben den Querfortsätzen des 33. und 35. Wirbels zustrebt.

Von der Stelle, wo sich die beiden Muskeln trennen, sieht man zwischen ihnen den Penis in der oben beschriebenen dreieckigen Grube eingebettet, welche dorsal von dem „Sehnendreieck" d. h. von dem verstärkten hinteren Abschnitt der Fascia transversa gegen die Bauchhöhle abgegrenzt wird.

Der Rectus abdominis spitzt sich hinter der Penistasche allmählich zu. Er bedeckt ventralwärts das Vorderende des Os ischii, ohne sich an dasselbe anzuheften, und stößt medial an den schräg von hinten und außen nach vorn und innen verlaufenden vorderen Rand des Musculus ischio-cavernosus. Etwa 1,5 cm hinter dem Proximalende des Os ischii geht der Musculus rectus in eine, an der Dorsalseite des Muskels schon vorher angefangene Sehne über, welche, anfangs nur 0,3 cm breit, sich weiter nach hinten und oben allmählich noch verbreitert und etwa 8—9 cm hinter der Spitze des Muskelbauches mit der Sehnenausbreitung des Musculus obliquus internus verschmilzt.

Wie schon oben erwähnt, ist der gerade Bauchmuskel mit den lateralen Rändern des Sehnendreieckes fest verwachsen.

Im Bereich des Sehnendreieckes wird also nicht, wie bei den Haustieren etc., die ventrale Wand des Abdomen von der Muskelmasse der Recti abdominis verstärkt. Deshalb sehen wir auch als Ersatz dafür mächtige Verstärkungsfasern an dieser Stelle in der Fascia transversa auftreten, welche den lateralen sowie auch vorderen Partien dieser Fascie fehlen.

d) Der Musculus transversus abdominis

wird von Stannius als ein unpaarer Muskel beschrieben, dessen Fasern vor der Brust- und Bauchhöhle quer ausgespannt seien. Ich kann diese Behauptung nach meinen Untersuchungen nicht bestätigen, sondern habe ihn stets paarig angetroffen (Fig. 13 u. 14 *Tr. abd*).

Er entspringt gemeinsam mit dem Obliquus internus von der Fascia lumbo-dorsalis, welche an den Querfortsätzen der Lendenwirbel Anheftung nimmt, und breitet sich als dünner, flacher Muskel mit quer verlaufenden Fasern an der Außenseite der Fascia transversa aus.

Die Verbindung mit der Fascia transversa ist so innig, daß man beide fast als eine Einheit ansehen könnte. Stannius hat dies offenbar getan. Diese Auffassung klärt dann auch die Mitteilung auf, daß der Muskel unpaar sei.

Die Muskelfasern des abdominalen Teiles des Querbauchmuskels haben eine Länge von etwa nur 2 cm und hören alle an der Arteria epigastrica auf. Man kann diese, durch die Arteria epigastrica gebildete, mediale Grenzlinie des Musculus transversus abdominis mit der Linea semilunaris Spigeli homologisieren.

9. Rückblick über die an der Fixierung der Ossa ischii beteiligten Muskeln und Bänder.

Während wir im Vorstehenden gesehen haben, daß keiner der Bauchmuskeln an dem Beckenrudiment sich anheftet, konnten wir dagegen feststellen, daß den am Os ischii sich anheftenden Muskeln und Bändern neben ihren sonstigen Funktionen eine ihnen allen gemeinsame Aufgabe zufällt: sie beteiligen sich alle an der Feststellung der Sitzbeine. So bewirken die beiden Aufhängebänder in Verbindung mit dem Ligamentum interischiadicum, daß die Ischia seitlich sich nicht verschieben können. Hierin werden sie wesentlich unterstützt durch den bei Beugung des Schwanzes kontrahierten und daher dicker werdenden Musculus flexor caudae.

Leider fehlen noch genaue Beobachtungen über die Stellung, welche die männlichen Wale bei der Begattung einnehmen. Es ist jedoch wohl anzunehmen, daß hierbei der Schwanz in gekrümmter Lage gehalten wird, und zwar eben durch Wirkung dieses Musculus flexor caudae. Sollte sich diese Annahme durch zuverlässige Beobachtung bestätigen, so würde die oben angeführte Fähigkeit dieses Muskels, nämlich indirekt durch Spannung der Ligamenta suspensoria zur Fixierung der Ossa ischii beitragen zu können, die flektierte Schwanzhaltung als wesentlich für die Feststellung der Sitzbeine im Augenblicke der Begattung erscheinen lassen.

In gleichem Sinne wie der Musculus flexor caudae, wenn auch mit geringerem Effekt, vermag auch der WILSONsche Muskel bei seiner Zusammenziehung den Spannungsgrad des großen Sehnengurtes, in welchen die Sitzbeine eingeschaltet sind, zu erhöhen. Diese Tätigkeit übt der Muskel wesentlich bei dem Herauspressen des Prostata-Inhaltes, also beim Coïtus aus, wo es ganz besonders auf eine Fixierung der Sitzbeine ankommt.

Auch der Musculus ischio-cavernosus vermag, wie oben gezeigt wurde, etwas zur Spannung der Aufhängebänder beizutragen.

Die kaudo-kraniale Verschiebung der Ischia wird verhindert a) durch die Verbindung der letzteren mit der vor ihnen ausgespannten Fascia transversa, b) aktiv durch den Musculus retractor ischii, welcher die Sitzbeine so weit in kaudaler Richtung zurückzieht, als es die Fascia transversa zuläßt. Da übrigens der Musculus retractor ischii auch bei der Flexion des Schwanzes mit tätig ist, so gewinnt die oben ausgesprochene Ansicht, daß bei der Begattung der Wale der Schwanz flektiert gehalten werde, an Wahrscheinlichkeit. Jedoch will ich hieraus keineswegs einen Beweis ableiten, denn der Musculus retractor könnte die Feststellung der Sitzbeine auch bei jeder anderen Schwanzhaltung schließlich bewirken.

So sehen wir denn, daß eventuell 4 Muskeln jederseits in Aktion treten, um die Fixierung der Ossa ischii zu ermöglichen. Es ist das eine sehr große Aufwendung von Kraft zu einem einzigen Zwecke, welche lediglich bedingt wird durch das Fehlen der festen Verbindung der Sitzbeine mit der Wirbelsäule. Es muß diese Kraftanstrengung gewissermaßen als Ersatz für diese fehlende Verbindung eintreten.

Die Crura penis bedürfen bei der Immissio penis eines genügend festen Widerlagers, und zwar um so mehr, als die Be-

gattung im Wasser sicherlich schon Schwierigkeiten an sich verursacht. Nur ein solch brettartiges Widerlager, wie wir es bei Phocaena in den Ossa ischii sehen, kann es beim Fehlen eines vollkommenen Beckens verhindern, daß die Enden der Crura penis infolge des beim Einführen in die weibliche Scheide sich entgegensetzenden Widerstandes in das weiche Muskelgewebe des Flexor caudae hineingedrückt werden, also der Penis dem Widerstande etwas nachgibt.

Wir müssen demnach in den Ossa ischii der Phocänen und der übrigen Wale knöcherne Unterlagen erkennen, die dem Penis eine gewisse Stütze geben soll. Es ist dies ein Gesichtspunkt, der uns auch gleichzeitig übersehen läßt, daß die Sitzbeine der Wale nicht als Rudiment des Beckens im Sinne einer lediglich historischen Erinnerung an die einstmals durchlaufene Umbildung behufs einfacher Anpassung an die aquatile Lebensweise anzusehen sind, sondern vielmehr eine ganz bestimmte, durch unverknöchertes Gewebe nur schlecht zu übernehmende Funktion zu erfüllen haben.

Diese Funktion ist es auch vor allen Dingen, welche als formativer Reiz wirksam blieb und die knöchernen Ueberbleibsel des einst vollkommenen Beckens vor einem ähnlichen Untergange bewahrte, wie ihn das Os ischii und pubis tatsächlich erfahren haben.

Dieser Auffassung entspricht es auch, wenn wir sehen, daß der Größe des Reizes auch die Wirkung entspricht, oder mit anderen Worten, daß das Ischium um so größer ist, je mehr es in Anspruch genommen wird. Diese Inanspruchnahme findet einen ungefähren Ausdruck in der Größe des Schwellkörpers. Aus dieser Betrachtung folgt auf deduktivem Wege, daß das Beckenrudiment bei weiblichen Tieren kleiner sein muß; eine theoretische Schlußfolgerung, welche vollständig den empirisch festgestellten Tatsachen entspricht.

III. Arterien der Beckengegend.

Die Versorgung der Beckenregion mit arteriellem Blute muß infolge des gänzlichen Fehlens der Hintergliedmaßen naturgemäß etwas andere Bahnen einschlagen, wie wir sie sonst als die allmähliche Auflösung der Aorta abdominalis in die vielen Endverzweigungen der Arteria cruralis und der Arteria hypogastrica zu finden gewöhnt sind.

Bei Phocaena verläuft die Aorta abdominalis (Fig. 9—12 *Ao*) unter Abgabe der Arteria coeliaca, Art. mesenterica superior, Art. mesenterica inferior, der Arteriae lumbales, renales und spermatica interna zwischen den beiden Musculi flexores caudae nach hinten bis zum 30. Wirbel, wie auch Rapp bestätigt.

Hier, etwa 2 cm hinter dem Ursprung der Arteria mesenterica inferior, teilt sie sich in die rechte und linke Arteria hypogastrica (Fig. 9 u. 10) und Arteria sacralis media (Fig. 9 u. 10), welch letztere die Fortsetzung des Stammes und stärker als die Arteria hypogastrica ist.

Die unpaar vorhandene Arteria sacralis media liegt so eingeschlossen zwischen den beiden Musculi depressores caudae, daß es fast den Eindruck macht, als ob die Aorta sich nur in die zwei unter spitzem Winkel abgehenden Arteriae hypogastricae teile. Trennt man jedoch die beiden großen Muskelbäuche in der Mittellinie, so tritt der fortlaufende Stamm als 0,5 cm im Durchmesser haltendes Gefäß hervor. Er ist der stärkere der drei Endäste der Aorta abdominalis, denn die Arteria hypogastrica mißt etwa nur 0,4 cm im Durchmesser.

v. Baer (1835) hat die hier erwähnte Arteria hypogastrica als Arteria iliaca beschrieben.

Rapp bezeichnet dagegen die drei Endverzweigungen der Aorta abdominalis — wie es auch von mir nach seinem Vorgange geschehen — als Arteriae hypogastricae und Arteria sacralis media und hebt ausdrücklich hervor, daß sich eine Arteria iliaca communis und Arteria cruralis nicht vorfindet.

Bei anderen Autoren habe ich leider keine Angaben über das Gefäßsystem gefunden.

Die Arteria hypogastrica jeder Seite geht in schräger Richtung kaudo-lateralwärts und etwas ventral.

Man kann im Zweifel sein, wie weit dies große Gefäß nun als Art. hypogastrica zu bezeichnen ist, denn es fehlt als Merkmal ihrer distalen Grenze die Aufteilung in ihre 5 bei den Haustieren von Leisering-Müller etc. als 1) Arteria ilio-lumbalis, 2) Arteria pudenda interna, 3) Arteria glutaea superior, 4) Arteria sacralis lateralis und 5) Arteria obturatoria bezeichneten Endverzweigungen. Ohne besondere Grenze geht sie unmittelbar als Arteria pudenda interna weiter, denn letztere ist der einzige von jenen 5 Endverzweigungen der Arteria hypogastrica bei Phocaena übrig bleibende Ast.

Rapp hat sich durch das Fehlen irgendwelcher Grenze ver-

leiten lassen, die Arterie in ihrem ganzen Verlauf als hypogastrica zu benennen.

Ich vermag der Ansicht Rapps nicht beizutreten; denn die Nabelarterie ist schon als Zweig der Arteria pudenda interna anzusehen. Will man also nach Möglichkeit der in der Anatomie gebräuchlichen Nomenklatur folgen, so muß man das ohne besondere Abgrenzung als Fortsetzung der Art. hypogastrica weiterlaufende Gefäß mindestens schon kurz vor Abgabe der Arteria umbilicalis als Arteria pudenda interna auffassen.

Die Arteria pudenda interna gibt auf ihrem Verlauf in der Richtung nach dem Os ischii hin folgende Arterien ab:

1) Die Arteria umbilicalis (Fig. 8, 11, 12 *1*) ein Gefäß etwa von der Dicke eines schwachen Gänsekiels, welches ca. 3 cm hinter der Teilung der Aorta abdominalis aus der ventralen Wand der Arteria pudenda hervorgeht und ventro-kranialwärts verläuft. Die Arterie tritt, in Bauchfellduplikaturen gehüllt, an die laterale Wand der langgezogenen Harnblase. Im Anfangsteil noch Blut führend, ist sie an der Blase selbst zu einem soliden Bindegewebsstrang, dem sog. runden Bande der Blase, geworden.

2) Die Arteria spermatica externa (Fig. 13 *2*).

Sie entspringt unter spitzem Winkel als dünner Zweig aus der Arteria pudenda interna ca. 1 cm hinter der Abgabe der Arteria umbilicalis und verläuft außerhalb des Bauchfells nach vorn und ventral, wobei sie von dem gleichnamigen Nerven an ihrem hinteren Rande begleitet wird. Als einheitliche Arterie ist sie ca. 3 cm lang, dann löst sie sich in ein Geflecht auf, das, wie ein wallender Federbusch aussehend, in einem nach vorn konvexen Bogen an das Vas deferens herantritt.

3) Die Arteria epigastrica (Fig. 11—14 *3*).

Sie entspringt als nächster Zweig 1,5 cm hinter der Art. spermatica externa aus der Art. pudenda interna. Sie läuft anfangs in einem Bogen in ventro-kranialer Richtung und zieht am medialen Rande des Musculus transversus abdominis gerade nach vorn. Sie gibt in regelmäßigen Zwischenräumen 5—6 Seitenäste ab, die fast unter rechtem Winkel lateralwärts zwischen die ihnen parallel laufenden Muskelfasern des Musculus transversus abdominis eindringen.

Beim Menschen sowie bei den Haustieren entspringt die Arteria epigastrica in der Regel aus der Arteria cruralis. Man muß daher annehmen, daß mit dem allmählichen Verkümmern der

Arteria cruralis bei den Vorfahren der Phocaena irgend eine Anastomose zwischen der Arteria epigastrica und der hypogastrica bezw. pudenda interna die Funktion des zuführenden Gefäßes übernahm, und so schließlich der heutige Zustand erreicht wurde.

4) Einen kleinen Muskelzweig (Fig. 12 *4*).

Dieser entspringt aus der dorsalen Wand der Arteria pudenda interna unweit der Ursprungsstelle der Arteria epigastrica. Er verläuft schräg in kaudaler Richtung und dringt in den Musculus depressor caudae ein dicht hinter jener Stelle, wo aus letzterem der Nervus pudendus communis hervortritt. Es entspricht dieses Gefäß denjenigen Zweigen der Arteria ilio-lumbalis bezw. der Arteria abdominalis, welche sich in den Lendenmuskeln verbreiten.

5) Einen Muskelzweig für den Musculus retractor ischii (Fig. 7 und 8 *5*).

Er entspringt etwa 0,5 cm oberhalb der Arteria epigastrica aus der dorso-kaudalen Wand der Arteria pudenda interna. Dieser Muskelzweig tritt an die mediale Fläche des Aufhängebandes des Os ischii und dringt nach einem Verlauf von ca. 4,5 cm etwa gegenüber der Mitte des Sitzbeins in die Spitze des Musculus retractor ischii hinein, in welchem er ziemlich nahe dessen dorsaler Fläche in gerader Richtung kaudalwärts, und etwas der Medianlinie zustrebend, verläuft.

6) Einen Muskelzweig für den Musculus ischio-cavernosus (Fig. 7 *6*).

Er entspringt etwa in gleicher Höhe mit der Arteria epigastrica ca. 0,5 cm hinter dem vorigen ebenfalls aus der dorso-kaudalen Wand der Arteria pudenda interna und ist etwas dünner als der Muskelzweig No. 5. Er tritt etwa 2,7 cm vom Proximalende des Os ischii entfernt an die dorsale Fläche des Sitzbeins heran und verläuft, 0,4 cm vom lateralen Rande des letzteren sich entfernt haltend, am Rande des Musculus ischio-cavernosus nach hinten fast bis zum Distalende des Beckenrudiments.

In seinem Verlauf versorgt er vornehmlich den Musculus ischio-cavernosus, zum Teil auch den Musculus retractor ischii und gibt die Vasa nutrientia an das Os ischii ab.

7) Einen Muskelzweig für den WILSONschen Muskel (Fig. 8 *7*).

Er entspringt als fast zwirnsfadendünne Arterie in dem Winkel der Arteria epigastrica und der fortlaufenden Arteria pudenda interna. Er tritt medialwärts von der Flechse (*a*) des Musculus retractor ischii nach hinten und, etwas medialwärts verlaufend, an

die dorsale Fläche des Wilsonschen Muskels, an welchen mehrere Aestchen abgegeben werden.

An dem Vorderende der Muskelspitze des Musculus retractor ischii tritt ein feiner Zweig auf letzteren über und läßt sich medial von der sub No. 5 beschriebenen Arterie noch ca. 3 cm zwischen den Fasern dieses Muskels verfolgen.

8) Eine Arterie (Fig. 7 *8*), welche erheblich stärker als die unter No. 5 erwähnte ist. Sie entspringt aus der Arteria pudenda interna, kurz bevor letztere die Flechsenschenkel des Musculus retractor ischii, die sich am Proximalende des Os ischii anheften, erreicht. Sie teilt sich bald in a) einen vorderen schwächeren Ast, welcher Arterien an den Musculus Wilsoni, den Musculus retractor ischii und an das Crus penis abgibt, und b) einen hinteren Ast, welcher in einem Bogen hinter dem Musculus Wilsoni ventro-medialwärts in das Crus penis und das Ligamentum interischiadicum eindringt.

Der fortlaufende Stamm der Arteria pudenda interna spaltet sich jetzt in die Arteria vesicalis und die schwächere Arteria penis. Ich muß hier jedoch gleich erwähnen, daß ich die letztere nur rechterseits angetroffen habe. Ich vermochte dadurch die Angabe Rapps von der einseitigen Ausbildung der Arteria penis somit zu bestätigen.

9) Die Arteria vesicalis inferior tritt durch den Schlitz hindurch, welcher von den beiden Flechsenschenkeln des Musculus retractor ischii gebildet wird. Sie läuft nach vorn um den Rand des Musculus Wilsoni herum zur Blase und teilt sich an der ventralen Fläche der letzteren in zwei Aeste: a) Der fast in gerader Richtung bis zur Spitze der Harnblase verlaufende Ast (Fig. 7 *9*) ist der stärkere und gibt in schräger Richtung nach vorn und medial 3—4 geschlängelt verlaufende Seitenzweige ab. Der fast gerade Verlauf dieses Vorderastes der Arteria vesicalis, welcher vielleicht der Arteria vesicalis media hominis entspricht, läßt vermuten, daß die Harnblase von Phocaena sich bei ihrer Füllung in oro-kaudaler Richtung nicht vergrößert, während die geschlängelte Form der 3—4 Seitenzweige auf eine starke Dehnbarkeit der Blase in ihrem Querdurchmesser schließen läßt.

Es ist dies Verhalten der Blase bei Phocaena verständlich, wenn man berücksichtigt, daß dieselbe bis zu ihrem proximalen Ende ventral festgewachsen ist und deshalb in leerem Zustande die auffallend schmale Gestalt etwa einer dickbauchigen Zigarre annimmt.

b) Der nach hinten ziehende kürzere und schwächere Ast

strebt allmählich der Mittellinie zu, die er etwa nach 1,5 cm langem Verlauf erreicht und hier mit dem Ast der anderen Seite anastomosiert.

10) Die Arteria penis kann man nach Abgabe der Arteria vesicalis inferior als fortlaufenden Stamm der Arteria pudenda interna auffassen. Sie verläuft ventral von den Flechsenschenkeln des Musculus retractor ischii sowie von der Fascia transversa nach vorn und geht über die dorsale Fläche des Musculus ischio-cavernosus hinweg zur Dorsalfläche des Penis hin. Hier teilt sie sich in eine Arteria dorsalis penis und A. profunda penis. — Nach der Abgabe der Arteria vesicalis inferior wird der fortlaufende Stamm der Arteria penis von dem Nervus dorsalis penis begleitet, welcher auf dem Penis lateral von der Arterie liegt.

IV. Die Innervation der Beckengegend.

Leider sind bisher die Darstellungen der Nerven bei den Walen im allgemeinen sehr oberflächlich und nebensächlich behandelt worden.

Bei Rapp finde ich nur bemerkt, daß das Rückenmark bei Phocaena „am 9. Lendenwirbel“ endet, und mit dem Mangel der Hinterextremitäten auch die hintere Verdickung des Rückenmarkes fehle, daß ferner die vordere Wurzel der Spinalnerven getrennt von der hinteren durch ein eigenes Loch der Dura geht und unmittelbar vor der Vereinigung beider Wurzeln ein kaum merkliches Ganglion an der Hinterwurzel konstatiert werde, welches mehr durch die rötliche Farbe als durch seine Größe erkennbar sei.

Da für meine Zwecke diese zu allgemein gehaltenen Angaben nicht ausreichten, habe ich versucht, die vorhandene Lücke auszufüllen und im folgenden eine Homologisierung mit den Nerven der anderen Säuger zu erreichen.

Von dem am Vorderrande des 26. Körperwirbels endenden Rückenmark entspringen zwischen dem letzten (12.) Rückenwirbel und dem Vorderrande des 3. Lendenwirbels 6 Paar Lendennerven (Fig. 9 *11—16*) mit je einer ventralen und dorsalen Wurzel, welche sich kurz hinter dem Dorsalganglion vereinigen und durch das entsprechende Foramen intervertebrale nach außen treten, so daß der 1. Lendennerv nur eine Wirbelkörperlänge innerhalb des Wirbelkanals verläuft, bevor er zwischen dem 1. und 2. Lenden-

wirbel heraustritt, dagegen der 6. Lumbalnerv etwa 6 Wirbelkörperlängen innerhalb des Wirbelkanals hinzieht, bevor er hinter dem 6. Lendenwirbel nach außen tritt.

Nach Teilung eines jeden Lendennerven in einen dorsalen und ventralen Ast treten die 6 ventralen Aeste zn einem Plexus lumbalis zusammen. Die ersten 3 dieser Aeste sind weit stärker als die 3 folgenden.

Der Ventralast des 1. Nervus lumbalis tritt hinter der Arteria lumbalis, über den Vorderrand des Querfortsatzes des 2. Lendenwirbels in leichtem Bogen nach unten (ventral), hinten und außen (lateral).

Er verläuft zunächst zwischen den Fasern des Musculus flexor caudae, an welchen er kleine Nervenfäden abgibt, bis er hinter der Anheftungsstelle des Zwerchfelles an die ventrale Fläche des Muskels tritt, und zwar etwa 4,5 cm lateralwärts von der Medianebene entfernt (Fig. 12 und 13 *1*).

Diese Stelle liegt etwa in dem Transversalsegment, das man durch den 9. Lendenschwanzwirbel gelegt denkt, so daß der intramuskuläre Verlauf dieses Nerven vom 2. bis zum 9. Lendenschwanzwirbel reicht, eine Strecke, die beim erwachsenen Tiere 12,5 cm beträgt.

An der ventralen Austrittsstelle am Musculus flexor caudae ist der Nerv eine kurze Strecke — ca. $^1/_2$ cm — vom Peritoneum bedeckt und versenkt sich dann gleich in die Bauchmuskeln.

An der Stelle, wo der Ventralast des 1. Lumbalnerven sich über den Vorderrand des Querfortsatzes des 2. Lendenwirbels nach unten und hinten umschlägt, gibt er 3 sehr dünne Rami communicantes an den Grenzstrang des Nervus sympathicus ab.

Noch innerhalb des Musculus flexor caudae anastomosiert der Ventralast des 1. Lendennerven durch einen etwa 4,5 cm langen, schräg von hinten nach vorn, oben und medial verlaufenden dünnen Faden mit dem letzten Intercostalnerven.

Eine noch zartere Anastomose mit diesem findet sich als ein medialwärts offener Nervenbogen, der zentripetal von der vorigen Verbindung liegt.

Aehnlich wie der Ventralast des 1. Lendennerven entspringen und verlaufen auch die der folgenden. Sie senden auch je drei Rami communicantes zu dem Nervus sympathicus mit Ausnahme des 5. Nervus lumbalis, welcher zwei vordere, einen mittleren und zwei hintere Verbindungsfäden abgibt.

Die Ventraläste der übrigen 5 Lendennerven anastomosieren

ebenfalls durch einen medialen, bogenförmigen, stärkeren sowie einen lateralen, geradegestreckten, schwächeren, nach hinten zu allmählich dünner werdenden Nervenfaden mit dem jeweils vorhergehenden Lendennerven.

Ferner durchbrechen die 5 letzten Lumbalnerven ebenso wie der 1. die Ventralfläche des Musculus flexor caudae, und zwar an Punkten, welche ungefähr gleich weit voneinander entfernt und alle 6 in einer geraden Linie gelegen sind, die von vorn nach hinten sich allmählich der Medianebene nähert (Fig. 12 u. 13).

Die Linie, in welcher die Nerven die Oberfläche des Muskels durchbohren, scheint mir die letzte Andeutung der Grenze des Musculus psoas major et minor bezw. des Quadratus lumborum zu sein, welche sich jedenfalls an der Bildung des mächtigen Beugers des Schwanzes beteiligt haben.

Der weitere Verlauf der Ventraläste und ihre Verbreitung in den Bauchmuskeln ist ähnlich denen des 1. Lendennerven.

Infolge der total abweichenden Gestaltung der Muskulatur etc. bei Phocaena dürfte es wohl sehr gewagt erscheinen, diese 6 ventralen Aeste des Plexus lumbalis mit denjenigen Nerven einfach homologisieren zu wollen, welche aus dem Lumbalplexus des Menschen oder der Haustiere hervorgehen. Der einzige Nerv, bei welchem diese Homologisierung leicht ist, ist der durch seinen Verbreitungsbezirk als Nervus spermaticus externus (Fig. 9 u. 13 *17*) charakterisierte dünne Faden. Anfangs ist er noch vergesellschaftet mit Nervenfäden, die sich schon innerhalb des Musculus flexor caudae abzweigen und Teile dieses Muskels innervieren. Der innerhalb des Muskels nach hinten und ventral ziehende Nerv bildet einen weiten Bogen und kreuzt kurz vor seinem Austritt aus dem Musculus flexor caudae den dorsal über ihm liegenden Nervus pudendus communis. Die Austrittsspalte ist ca. 1 cm lang und dient gleichzeitig zum Hervortreten des Nervus pudendus communis. Von hier ab biegt sich der Nervus spermaticus externus wieder nach vorn um und strebt medialwärts dem Plexus arteriosus spermaticus zu, in welchem er sich aufreisert.

Wesentlich leichter gelingt die Homologisierung dagegen bei denjenigen Nerven, welche aus dem folgenden Plexus sacralis entspringen.

Dieser Plexus (Fig. 9 und 10 *18*, *19*, *20* und *21*), welcher sich von dem infolge Fortfalles des Nervus cruralis, Nervus cutaneus femoris und Nervus obturatorius besonders schwach aus-

gebildeten Lendengeflechte der Wale schon bei oberflächlicher Betrachtung ganz auffällig durch seine kräftige Entwickelung unterscheidet, liegt an der ventralen Seite der Querfortsätze des 7. bis 11. Lendenschwanzwirbels und wird somit von der Ventralseite durch den großen Musculus flexor caudae völlig bedeckt.

Dieser Plexus verbindet sich mit dem Lendengeflecht durch einen Nervenast des 6. Lendennerven, welcher sich über die Ventralfläche des Querfortsatzes des 7. Lendenschwanzwirbels nach hinten begibt und an der Ventralfläche des Querfortsatzes vom 8. Lendenschwanzwirbel mit der ersten Wurzel des folgenden Plexus verschmilzt.

Abgesehen von dieser Anastomose mit dem Plexus lumbalis, setzt sich das jetzt zu besprechende Nervengeflecht noch aus vier kräftigen Wurzeln zusammen, welche sämtliche übrigen Rückenmarksnerven an Mächtigkeit weit übertreffen. Sowohl dieser auffällige Unterschied als auch vor allem die im folgenden noch zu besprechende Verbreitung der aus dem Geflecht hervorgehenden Nerven rechtfertigt seine Bezeichnung als Plexus sacralis. Es ist hierbei natürlich zu berücksichtigen, daß infolge völligen Ausfalles der Hinterextremitäten der Nervus ischiadicus, N. glutaeus superior und inferior nicht zur Ausbildung gekommen sind.

Die 4 Hauptwurzeln des Kreuzgeflechtes sind die ventralen Aeste von Rückenmarksnerven, welche ähnlich wie die Lendennerven am Endstück der Medulla spinalis mit je einer dorsalen, ein schwaches Ganglion tragenden, sensiblen und einer ventralen, motorischen Wurzel in der Gegend des 3. Lendenwirbels entspringen. Diese verlaufen zunächst innerhalb des Wirbelkanals, und zwar der Reihe nach über 5, 6, 7 und 8 Wirbelkörper hinweg.

Aus dem entsprechenden Zwischenwirbelloch heraustretend und sich in je einen Dorsal- und Ventralast spaltend, verbleibt die überwiegende Mehrzahl der Nervenfasern den Ventralästen. Letztere stellen nun die schon erwähnten Wurzeln des Plexus sacralis vor und vereinigen sich, in leicht geschwungenem Bogen schräg nach hinten und lateralwärts auf den Querfortsätzen der entsprechenden Wirbel verlaufend, zu einem sehr kräftigen Nervenstrang, welcher ca. 0,3 cm breit und fast 0,2 cm dick ist und in der Gegend des 11. Lendenschwanzwirbels etwa 2,5 cm von der Medianen entfernt ist.

Wie der Plexus lumbalis mit dem Plexus sacralis in Verbindung tritt, so finden wir auch eine Anastomose, welche von der hintersten Wurzel des Sacralgeflechtes zum Ventralast des folgenden Rückenmarksnerven verläuft. Der letztere beteiligt sich

jedoch nicht an der Bildung des aus dem Plexus sacralis hervorgehenden einheitlichen starken Nervenstranges.

Nicht unerwähnt mag sein, daß ich die bei den Lendennerven meist in der Dreizahl vorhandenen Rami communicantes als Verbindungen mit dem Nervus sympathicus bei den 3 hinteren Wurzeln des Plexus sacralis nicht habe nachweisen können. Dagegen konnte ich an der 1. Wurzel noch zwei dünne Fäden als Anastomosen mit dem Grenzstrange auffinden (Fig. 9 u. 11).

Der aus dem Plexus hervorgegangene Nervenstrang (Fig. 9 und 11 22) gibt innerhalb des Musculus depressor caudae nach der lateralen Seite 3 Nervenäste, von denen der vordere stärkere mit dem Nervus spermaticus externus anastomosiert, für den Musculus depressor ab und verläuft dann in einem medio-ventral konkaven Bogen nach hinten und unten (ventral), jedoch immer noch eingebettet in jenen Muskel. Erst in einen etwa durch den 14. Lendenschwanzwirbel gelegten Querschnitt tritt der Nervenstrang durch den bereits oben erwähnten, etwa 1 cm langen Spalt aus dem Musculus depressor heraus an dessen Ventralfläche, und zwar unmittelbar hinter dem Nervus spermaticus externus, so daß der intramuskuläre Verlauf des Nervenstranges von seiner hintersten Wurzel an sich über 4 Wirbel erstreckt und, am Nerven selbst gemessen, ca. 8 cm beträgt.

Nach Austritt aus dem großen Beuger des Schwanzes tritt der Nervenstrang, an der Medialfläche des Ligamentum suspensorium ischii nach unten (ventral) ziehend, an das Os ischii heran, dessen dorsale Fläche er ungefähr $1^1/_2$ cm hinter dem Vorderende überquert, um sich dann in die nachfolgend beschriebenen, teils nach vorn und teils nach hinten verlaufenden Zweige aufzulösen. Letztere lassen sich am übersichtlichsten überblicken, wenn man von der lateralen Seite her das Aufhängeband des Os ischii durchschneidet. Es sind folgende:

1) Der Nervus vesicalis inferior (Fig. 8 *23*) entspringt als sehr dünner Nervenfaden am vorderen Rande des gemeinsamen Nervenstranges am meisten dorsal von allen Zweigen. Er läuft in einem Bogen nach vorn über die an das Vorderende des Os ischii sich anheftenden Flechsenschenkel des Musculus retractor ischii hinweg und hält sich eine kurze Strecke an der Dorsalfläche des Wilsonschen Muskels, kreuzt alsdann das Vas deferens an dessen ventraler Seite und tritt an die laterale Fläche der Harnblase.

In seinem Verlauf unterscheidet sich bei Phocaena der Nervus

vesicalis inferior von der gleichbenannten Arterie wesentlich dadurch, daß er nicht wie diese durch den Schlitz hindurchtritt, welchen der mediale und laterale Flechsenschenkel des Musculus retractor ischii bilden, sondern darüber hinwegzieht.

2) Der Nervus dorsalis penis (Fig. 8 *24*) ist der kräftigste der sämtlichen Zweige, nämlich fast strohhalmdick (0,2 cm).

Er tritt vor der Arteria dorsalis penis unter die Flechsen des Musculus retractor ischii auf die Dorsalfläche des Musculus ischiocavernosus, auf dem er bis zum Penis hinzieht. Er verläuft hier lateral von der Arteria dorsalis penis und rechterseits dicht an sie geschmiegt (die linke Arterie fehlt) unter allmählicher Abgabe von Zweigen nach vorn.

3) Ein dünner Nerv geht hinter dem vorigen aus dem Stamme hervor und teilt sich bald in einen medialen und lateralen Ast. Der mediale Ast zieht nach der Mittellinie zu, tritt unter der Flechse des Musculus retractor ischii hindurch auf die dorsale Fläche des Musculus Wilsoni. Ein Teil seiner Nervenfädchen, in die er sich allmählich auflöst, dringt in den Musculus Wilsoni ein, während ein anderer Teil sich bis in das Crus penis verfolgen läßt.

Der laterale Ast schlägt sich um den medialen Rand des Os ischii ca. 2 cm hinter dem Vorderende des letzteren nach unten (ventral) herum und innerviert den Musculus ischio-cavernosus.

4) Der Nerv *25* in Fig. 8 zieht vom Hauptstamm in einem Bogen nach hinten und medialwärts bis fast zum Mastdarm und teilt sich in 3 Aeste, welche sich im proximalen Ende des Musculus retractor ischii verbreiten und besonders die mediale Hälfte dieses Muskels versorgen.

5) Der Nerv *26* in Fig. 8 zweigt sich am kaudalen Rande des Hauptnervenstammes ab und versorgt die laterale Partie des Musculus retractor ischii. Anfänglich zieht er nahe dem Lateralrande des Os ischii auf der Dorsalfläche des Musculus ischio-cavernosus nach hinten, bis er am Distalende des Os ischii den Lateralrand des Musculus retractor ischii erreicht. Dieser Nerv entspricht in seinem geradegestreckten Verlauf der denselben Muskel versorgenden Arterie *5*, welche er lateral flankiert.

6) Der Nerv *27* in Fig. 8 ist nach dem Nervus dorsalis penis der kräftigste der vom Hauptstamme abgegebenen Zweige. Er teilt sich auf der Dorsalfläche des Musculus ischio-cavernosus in zwei Aeste, welche fast parallel zueinander nach hinten ziehen und sich am kaudalen Rande des Musculus ischio-cavernosus nach vorn umschlagen, um auf der ventralen Fläche dieses Muskels

kranialwärts zu gehen und sich hier zwischen den Fasern des genannten Muskels zu verlieren.

Aus dieser leidlich ausführlichen Schilderung des Verbreitungsgebietes des gemeinschaftlichen Hauptnervenstammes, der als einziger aus dem Plexus sacralis hervorgeht, haben wir erfahren, daß derselbe vornehmlich die Rute, die Blase, den Wilsonschen Muskel sowie die an das Os ischii sich anheftenden Musculi retractores ischii und ischio-cavernosi innerviert und somit dem Nervus pudendus communis s. pudendo-haemorrhoidalis h. homolog ist.

Es ist mithin dieser Nervus pudendus communis bei Phocaena das einzige Ueberbleibsel der sämtlichen 5 Hauptnerven, welche beim Menschen und den Säugern mit vollständigem Becken aus dem Plexus sacralis entspringen. Die übrigen 4 Hauptnerven — Nervus glutaeus superior, Nerv. glutaeus inferior, Nerv. cutaneus femoris posterior und Nerv. ischiadicus — gingen natürlich mit dem Verlust der Hintergliedmaßen zu Grunde.

Vergleichen wir die vier kräftigen Wurzeln des Plexus sacralis bei Phocaena den ventralen Aesten der entsprechenden Kreuznerven beim Menschen bezw. bei den Haustieren und die Anastomose zwischen Plexus lumbalis und sacralis bei Phocaena mit dem bezüglichen Nervenast des Nervus quintus hom., welcher noch an der Bildung des Plexus sacralis beim Menschen (Brösike, p. 393) teilnimmt, so haben wir die Identität dieses den Nervus pudendus communis bei Phocaena zusammensetzenden Geflechtes mit dem Plexus sacralis hom. auch an seinem Ursprunge klar vor Augen.

In gleicher Weise wie beim Menschen sowie den Säugern mit vollständigem Becken, wo das Sacralgeflecht das weitaus größte der Spinalnerven ist, sehen wir außerdem auch bei Phocaena den Plexus sacralis weit stärker ausgebildet als die übrigen Nervengeflechte.

Somit dürfte wohl kein Zweifel mehr an der Richtigkeit der Bezeichnung dieses Geflechtes als des Sacralgeflechtes bestehen.

Schlußfolgerung aus dem Verlauf der die Beckengegend versorgenden Nerven.

Wenn man beim Menschen sowie bei den Haustieren als Plexus sacralis dasjenige Nervengeflecht beschrieben hat, dessen Wurzeln aus den Foramina sacralia anteriora, also aus den Kreuzwirbeln heraustreten, so darf man auch wohl umgekehrt den Schluß ziehen, daß diejenigen Wirbel, aus welchen die Wurzeln des Plexus sacralis heraustreten, als Sacralwirbel anzusehen sind.

Ich glaube daher wohl zu der Behauptung berechtigt zu sein, daß die Wurzeln des Plexus sacralis mindestens ebenso genau die Homologa der Kreuzwirbel bestimmen, wie es bei Tieren mit vollständigem Becken die Verbindung mit dem Os innominatum vermag.

Wie schwierig übrigens die Bestimmung der Grenzen der Kreuzgegend ist und wie verschieden je nach der Auffassung des betreffenden Autors die Auslegung ausfallen kann, wird uns klar, wenn wir uns die hauptsächlichsten Standpunkte in dieser Frage vergegenwärtigen.

Das in der Anatomie des Menschen wie der Haustiere von alters her sanktionierte Unterscheidungsmerkmal der Synostosierung der Sacralwirbel ist für vergleichend-anatomische Untersuchungen wohl das unsicherste. Gegenbaur hat es daher auch ausdrücklich bekämpft, da es der Entwickelungsgeschichte keine Rechnung trägt und außerdem selbst beim ausgewachsenen Individuum noch Schwankungen nach dem Alter aufweist. Nach Gegenbaur ist vielmehr die Verbindung der Kreuzwirbel mit dem Beckenbein allein maßgebend. Deshalb bezeichnet er auch die 2 bezw. 3 letzten Kreuzwirbel als „falsche“ Sacralia, weil sie keine Verbindung mit dem Hüftbein eingehen.

Nach A. Milne-Edwards soll die hintere Grenze der Sacralregion nicht durch die nach dem Alter schwankende Verschmelzung der verschiedenen Knochenstücke, sondern durch die Anheftungsstelle der vom Sitzbein zum Kreuzbein verlaufenden Bänder gekennzeichnet sein.

So sehen wir denn, daß zur Zeit der Begriff der Kreuzwirbel nichts weniger als klar genannt werden kann.

Völlig im Stich lassen die angeführten Grundsätze aber, wenn es sich darum handelt, bei den Walen die den Kreuzwirbeln der übrigen Säuger homologen Wirbel zu bestimmen.

Man war daher in Ermangelung von etwas Besserem auf ein bequemes Auskunftsmittel verfallen und hatte einfach diejenigen Wirbel für Schwanzwirbel erklärt, welche ventrale Hämapophysen tragen, während die vor ihnen gelegenen Wirbel Lendenwirbel genannt wurden.

Diese Auffassung findet sich bei sämtlichen Autoren wieder, ich führe hier nur F. Cuvier, Eschricht (1849), Rapp (1837), Flower und Weyhe (1875) an.

Es drängt sich daher zunächst die Frage auf, ob denn diese Auffassung auch den Verhältnissen bei anderen Wirbeltieren entspricht.

Prüfen wir daher einmal, bei welchen Wirbeltieren und an welchen Wirbeln diese Hämapophysen vorkommen:

1) Bei den Fischen kommen sie zu mächtiger Entwickelung, und zwar nicht nur an den Schwanzwirbeln, wo sie als große Hämalbögen mit unteren Dornfortsätzen auftreten, sondern sogar in der Rumpfregion, wo sie auf der Stufe von ventral unvereinigten Apophysen beharren.

2) Bei den Amphibien fehlen sie dem 1. Schwanzwirbel immer und treten bei Proteus, Menobranchus und Siredon sogar erst am 4. Wirbel auf.

3) Bei den Reptilien begegnen wir den Hämapophysen außer an den Halswirbeln gewöhnlich noch am 4. oder 5. bis zum letzten Schwanzwirbel, mitunter allerdings auch schon vom 3. oder selbst 2. Schwanzwirbel an.

4) Bei den Vögeln sind die Schwanzwirbel von den vor ihnen liegenden Beckenwirbeln durch den Besitz von oberen und unteren Dornfortsätzen zu erkennen.

5. Unter den Säugern finden wir noch die kaudalen Hämapophysen bei einigen langschwänzigen Formen, so besonders bei Kletterschwanzaffen, einigen Carnivoren etc. Direkt am 1. Schwanzwirbel jedoch finden sich die Hämapophysen nur selten und zwar bei den Gürteltieren, Glyptodonten, Orycteropus, Megatherium, Solenodon, Gymnura (Insectivor) und Cynocephalus hamadryas. Gewöhnlich treten sie erst an den folgenden Wirbeln, besonders häufig am 3. und 4. Schwanzwirbel, auf.

Aus dieser Zusammenstellung können wir demnach wohl den Schluß ziehen, daß man noch nicht berechtigt ist, bei Walen die Grenze der Schwanzregion einfach von den ersten Hämapophysen abhängig zu machen.

Von einigen Autoren sind außer den Hämapophysen noch andere Merkmale für die Auffindung der proximalen Grenze des Schwanzes aufgeführt. So bezieht sich F. Cuvier auf die nachbarschaftliche Lagerung des Os ischii und sieht diejenige Wirbelregion als die Kreuzgegend an, welche dorsal über dem Sitzbein gelegen ist.

Doch auch für diese Annahme findet sich bei den übrigen Säugern mit vollständigem Beckengürtel kein Anhalt; denn hier liegt in der Regel das Ischium zum größten Teil unter den Schwanzwirbeln.

Wenn es bei Ornithorhynchus — ohne jedoch direkt unter dem Kreuzbein zu liegen — weiter nach vorn geschoben erscheint

als bei Echidna infolge steilerer Aufrichtung der Axis iliaca zur Axis sacralis, so betont Huxley (1879) schon diese Erscheinung als einen „weniger säugetierähnlichen Charakter“. Nach letzterem Autor ist für die Säugetiere gerade die Lagerung des Acetabulum hinter der Verbindungsstelle des Os ilei mit dem Sacrum als das Typische anzusehen. Aus diesem Verhältnis des Acetabulum zu den Sacralia vera (Gegenbaur) folgt schon ohne weiteres, daß das Os ischii, als der am meisten kaudalwärts gelegene Teil des Beckens, erst recht hinter den Sacralia vera sich befindet.

Wir haben aber in noch höherem Maße als bei den Landsäugetieren eine Verschiebung des Os ischii bis weit unter die Schwanzwirbel bei den Pinnipediern, und zwar besonders bei Phoca zu verzeichnen. Hier reicht das Ischium von der Mitte des 1. bis zur Mitte des 6. Schwanzwirbels. Es hat also seine Lage ganz ausgesprochen unterhalb der Schwanzwirbel. Diese Verschiebung des Ischium bezw. des ganzen Beckens nach hinten ist als Wirkung der Anpassung an die aquatile Lebensweise anzusehen, da wir eine allmähliche Steigerung dieser Eigentümlichkeit in dem Maße konstatieren können, als die Anpassung innerhalb der Ordnung der Pinnipedier fortschreitet. Da wir nun als Einwirkung gleicher Lebensverhältnisse selbst bei weit auseinanderstehenden Tierordnungen die Bildung gleicher oder ähnlicher Formen, welche wir als Konvergenzerscheinungen zu bezeichnen pflegen, beobachten können, so liegt die Vermutung nahe, daß bei den Vorfahren der jetzigen Wale, welche noch Hinterextremitäten besessen haben, die letzteren durch ihre Funktion als Paddeln ähnlich wie bei Phoca eine Verschiebung der ventralen Beckenteile, also besonders des Ischium nach hinten eingeleitet haben werden.

Wir können also nach dem Gesetz der konvergenten Bildungen wohl annehmen, daß das Ischium bei den Walen eher nach hinten als nach vorn verschoben sein wird. Es ist also weder nach dem allgemeinen Typus des Säugerbeckens noch nach dem Gesetz der Konvergenzbildungen die Annahme irgendwie berechtigt, daß das Os ischii bei den Walen unter den dem Sacrum entsprechenden Wirbeln gelegen ist und somit eine Homologisierung dieser mit den Sacralia zuließe.

Es sei hier noch ein anderer Einwand berücksichtigt, den ich einer von Eschricht gemachten Bemerkung entnehme, wonach der Schwanz denjenigen Teil darstellt, der hinter dem After liegt und keines der Hinterleibsorgane umschließt.

Diese Auffassung entspricht aber nicht den Verhältnissen bei

anderen Säugern, und ich möchte hier auf die Bemerkung von Leisering-Müller hinweisen, wonach bei unseren Haustieren „der After seine Lage ventral vom Schweife“ hat, also keineswegs vor demselben gelegen ist.

Es ist nun wohl anzunehmen, daß Eschricht durch jene Bemerkung nur oberflächlich die Lagerung des Schwanzes zum After bezeichnen wollte, so daß man ihr dann auch gar nicht weiter den Wert einer Definition beizumessen braucht.

Somit glaube ich wohl hinreichend die Unzuverlässigkeit der bisher zu Grunde gelegten Kennzeichen für die proximale Grenze der Schwanzregion nachgewiesen zu haben. Damit ergibt sich andererseits die Notwendigkeit, für die begriffliche Umschränkung der Regio sacralis bei Phocaena ein neues Merkmal aufzusuchen, welches durch seine Bestimmtheit und Allgemeingültigkeit sowohl logisch brauchbar als auch vor allen Dingen für die Homologisierung sicher zu verwerten ist. Als solch allgemein gültiges Merkmal darf ich wohl nach den obigen Ausführungen das Hervortreten der Wurzeln des Plexus sacralis aus dem Wirbelkanal bezeichnen.

Um mit Hilfe dieses Kennzeichens die den Kreuzwirbeln der übrigen Säuger entsprechenden Wirbel bei Phocaena aufzufinden, ist es nur erforderlich, den starken, auffällig an der Ventralfläche des Musculus flexor caudae hervortretenden Nervus pudendus communis als leitenden Ariadnefaden durch den mächtigen Beugemuskel hindurch bis zum Plexus sacralis zu verfolgen. Alsdann ist die distale der auffallend stark ausgebildeten Wurzeln der Ventralast des letzten Kreuznerven und die proximale dieser Wurzeln der Ventralast des 1. Kreuznerven.

Hieraus folgt, daß der vor dem 1. Kreuznerven gelegene Wirbel dem 1. Kreuzwirbel anderer Säuger homolog sein muß.

Wir haben alsdann bei Phocaena nur sechs Lendenwirbel. Diesen folgen vier Wirbel, welche den Kreuzwirbeln homolog sind. Alle dahinter gelegenen Wirbel aber stellen Schwanzwirbel vor.

V. Phylogenie des Beckens von Phocaena.

Die Rudimente des ehemals vollständigen Beckens der Denticeten haben uns weder bei erwachsenen Phocänen noch bei einigen Embryonen einen völlig klaren Einblick in die Phylogenie des

Beckens gestattet. Auch die vergleichende Anatomie gibt uns wenig Aufschluß. Selbst wenn wir unter Zugrundelegung des Gesetzes der konvergenten Bildungen uns bescheiden wollten, auch nur ungefähr eine Vorstellung von einer ähnlichen Rückbildung des Beckens zu gewinnen, so kommen wir nicht über Vermutungen hinaus. Wir finden zwar unter den Mysticeten bei Balaena nach Struthers (1881) außer dem Ischium noch das Rudiment von Femur und Tibia, bei Megaptera longimana und Balaenoptera musculus nur noch ein höchst rudimentäres Femur und bei Balaenoptera rostrata und borealis überhaupt keines dieser Rudimente außer dem Ischium vor. Dagegen ist das Beckenrudiment selbst bei allen Angehörigen dieser Ordnung mehr oder weniger gleichgebildet und läßt keinerlei wesentliche Uebergänge erkennen.

Etwas besser sind wir in dieser Beziehung schon bei den Sirenen daran. Hier finden wir nach Flower bei Halicore Dugong jederseits 2 schlanke Knochen, welche, mit ihren Enden aneinander liegend, in der Regel verschmelzen. Der obere soll nach Flower das Darmbein, der untere das Sitzbein oder dieses und das Schambein zusammen sein. Beim Manatus dagegen haben wir, wie Flower und Krauss angeben, nur noch einen Beckenknochen, das Sitzbein. Man kann hieraus wenigstens ungefähr den Weg erkennen, den die Rückbildung des Beckens genommen hat.

Da uns somit die vergleichende Anatomie wenig Anhaltspunkte bietet, könnte man versuchen, in der Paläontologie den Schlüssel für das Verständnis der Umbildung des Beckens der Denticeten zu finden, um so mehr, als aus der Zeit des Miocäns, wo nach Brandt (1873) die Wale auf dem Höhepunkt ihrer Artenentfaltung angelangt waren, fossile Cetaceen in außerordentlicher Reichhaltigkeit bekannt geworden sind.

Leider ist jedoch unter den zahlreichen Funden, welche Brandt in seiner Abhandlung abgebildet und beschrieben hat, nur ein einziges Paar Beckenknochen von Cetotherium Cortesii vorhanden. Diese Beckenrudimente, welche die Ischia vorstellen, bieten nichts Neues. So ist es denn auch selbst mit Hilfe der Paläontologie zur Zeit nicht möglich, die Umwandlung des Denticetenbeckens nachzuweisen.

Wie heute allgemein angenommen wird, sind die Ahnen unserer heutigen Wale landlebende Säuger gewesen, wahrscheinlich Tiere mit langgestrecktem Körper, 4 kurzen Beinen und einem kräftig entwickelten Schwanz. Diese haben den kräftigen Schwanz

wohl schon als Ruderorgan benutzt, vielleicht auch Schwimmhäute zwischen den Zehen der kurzen Beine gehabt.

Während sich nun im Laufe der Weiterentwickelung in Anpassung an den vorzugsweisen Aufenthalt im Wasser die Vorderextremitäten ungefähr in der Weise umbildeten, daß sie zuerst denen der Pinnipedier ähnelten und schließlich auf der Stufe der heutigen Waltierextremität stehen blieben, ging die Rückbildung an den Hintergliedmaßen bald über diese Paddelbildung hinaus.

Zunächst erfolgte wohl an den Hinterextremitäten eine Drehung der Hauptachse um das Acetabulum nach hinten, wie wir sie in charakteristischer Weise bei Phoca ausgeprägt sehen. Diese, der Körperachse fast parallele Stellung ist für die Schwimmbewegungen in höherem Grade geeignet als die den Säugern sonst eigentümliche. Die Drehung der Extremitäten wirkte dann als morphotischer Reiz auf das Becken ein, so daß auch letzteres sich in seiner Axis iliaca unter einem spitzeren Winkel zur Axis sacralis allmählich einstellte. Als Axis iliaca ist hier nach Huxley (1879) die Verbindungslinie der Mitte der Artikulationsfläche am Kreuzbein mit dem Zentrum des Acetabulum angenommen und als Axis sacralis die durch das Zentrum der Kreuzwirbel gelegte Linie, welche ziemlich der Sagittalachse parallel läuft.

Die Verschiebung der Axis iliaca, welche bei Phoca tatsächlich stattgefunden hat, ist mir für die Phylogenie des Denticetenbeckens deshalb so wichtig, weil sie vor allen Dingen die bereits oben erwähnte Verlagerung des Os ischii bei Phocaena in kaudaler Richtung zu erklären vermag.

Gleichzeitig mit jener Drehung vollzog sich auch eine Verkürzung des Os ilei und damit eine Annäherung der ventralen Teile des Beckens an die Wirbelsäule. Diese Verkürzung wird wohl fast in dem Maße erfolgt sein, wie der als formativer Reiz auf das Becken wirkende Druck sich verminderte, welcher ursprünglich von der den Körper noch stützenden Gliedmaße ausging, aber immer weniger zur Entfaltung kam.

Außerdem werden auf dieser Entwickelungsstufe die Ischia und Pubica kaum mehr in der Symphyse zusammenstoßen, weil der in dieser Richtung durch die Belastung beim Stützen des Körpers in Wirkung tretende Wachstumsreiz ausfällt.

Wir sind also jetzt schon in mehreren Punkten durch die Anpassung an die aquatile Lebensweise demjenigen Becken- und Gliedmaßentypus nahegekommen, wie wir ihn bei Phoca verwirklicht sehen und wie er nach dem Gesetz der Konvergenzerscheinungen

höchst wahrscheinlich auch bei den Denticeten zu irgend einer Periode ausgebildet gewesen sein wird.

Bei Phoca finden wir nämlich nach Flower außerordentlich kurze Darmbeine; die Scham- und Sitzbeine stoßen nur in geringer Ausdehnung in der Symphyse zusammen, in welcher die beiderseitigen Knochen sich nur sehr wenig berühren. Noch auffälliger aber als diese von Flower erwähnte und auch von mir konstatierte Verkürzung des Darmbeines erscheint mir die Drehung der Axis iliaca bei Phoca. Diese ist bei zwei von mir untersuchten Phocabecken so bedeutend, daß die Symphyse gänzlich nach hinten schaut und als der am meisten kaudal gelegene Teil des Beckens unter dem 6.—7. Schwanzwirbel liegt. Ich bin mir nicht im Zweifel, diese überraschende Abweichung bei Phoca von dem typischen Becken der den Pinnipediern nahestehenden Carnivoren lediglich durch die Anpassung jener an das Wasserleben zu erklären: die Hinterextremitäten hörten mehr und mehr auf, als Stützorgane des Körpers zu dienen, und haben infolge der dadurch gesetzten veränderten Inanspruchnahme nach rein mechanischem Gesetz sich selbst sowie das Becken umgewandelt.

Die Hauptabweichung von der Bildung dieser hinteren Region bei Phoca besteht nun bei den Ahnen der Denticeten in dem Vorhandensein des mächtig entwickelten Schwanzes. Durch den vorzugsweisen Gebrauch des letzteren als Ruderorgan entwickelte er sich immer mehr und hatte bald in dieser Funktion das Uebergewicht über die Hinterextremitäten erlangt, welche schließlich nur noch als kurze, fast bedeutungslose Paddeln an seiner Seite hervorragten. Man wird hier unwillkürlich an den von Fraas restaurierten Ichthyosaurus erinnert, dessen kleinere Hinterpaddeln nur noch wie Stümpfe vorstehen. Freilich ist die Schwanzflosse bei diesem vertikal gestellt gewesen, während sich bei den Denticetenvorfahren schon die horizontale, anfangs lanzettförmige, später mit dem charakteristischen Ausschnitt versehene Schwanzflosse zeigte. Natürlich beruhen auch die hier gedachten Aehnlichkeiten nur auf Konvergenzbildung, da beide Tierformen phylogenetisch nichts miteinander zu tun haben.

Als nun schließlich das Uebergewicht des Ruderschwanzes immer stärker wurde, verloren die hinteren Paddeln ihre Bedeutung und Funktion endlich völlig. Sie würden ja die vom Schwanz so vorzüglich nach Art einer Schiffsschraube bewirkte Fortbewegung nur abgeschwächt haben und wurden daher beim Schwimmen an den Körper angelegt. Damit war der Weg der

weiteren Rückbildung bestimmt vorgezeichnet. Mangels Ausübung ihrer Funktion verkümmerten die Hinterextremitäten völlig, so daß äußerlich gar nichts mehr von ihnen zu sehen war, und nur noch einige Rudimente derselben etwa vom Femur, der Tibia und von der Extremitätenspitze in den Muskelmassen der Beckenregion eingebettet lagen. Dieser ganze Prozeß ist etwa wie eine phylogenetisch wirksame Inaktivitätsatrophie bezw. -aplasie aufzufassen.

Von den Extremitätenmuskeln etc. werden zu dieser Zeit wohl kaum noch Andeutungen vorhanden gewesen sein.

Mit dem Fortfall des formativen Reizes, den die Gliedmaßen auf das Becken ausübten, folgte nun auch an letzterem ein bedeutender Rückschritt. An Stelle des symphysalen Zusammenschlusses der Beckenbeine finden wir jetzt ein weites Auseinanderklaffen der Ossa pubis et ischii beider Seiten. Aber auch der Zusammenhang der drei Beckenelemente des Ileum, Pubis und Ischium lockerte sich. Die Knochenbildung verfolgte nicht mehr die Bahnen der alten Drucktrajektorien bis zu deren Ende, sondern ließ jetzt große, aus Knorpel gebildete Brücken zwischen den noch verknöcherten Zentren der Beckenteile stehen. Diese knorpeligen Verbindungen wurden dann bald durch fibröses Bindegewebe ersetzt, wie wir es in ähnlicher Weise an der Verbindung des Os ilei mit der Wirbelsäule bei Halicore Dugong sehen.

Nach der eigentümlichen Verlagerung des Insertionspunktes des Musculus rectus abdominis in lateraler Richtung, wie es oben beschrieben wurde, muß man annehmen, daß auch eine bedeutende Verschiebung des Os pubis nach oben und außen erfolgt ist. Möglicherweise gab hierzu die starke Rückbildung des Ileum Anlaß, welches, sich verkürzend, das mit ihm verbundene Pubis nach sich zog.

Trifft diese letztere Annahme zu, so würde man bei genügend jungen Embryonen in der Endsehne des Musculus rectus abdominis unter Umständen vielleicht noch Spuren des verloren gegangenen Pubis finden können.

Der mutmaßlichen Wanderung des Os pubis in dorso-lateraler Richtung entspricht ferner auch die mächtige Entwickelung des dem Henleschen Adminiculum lineae albae homologen Sehnendreieckes, welches mit dem allmählichen Auseinanderweichen der geraden Bauchmuskeln sich mehr und mehr verbreiterte.

Am einfachsten von allen Umwandlungen knöcherner Teile in der Beckenregion hat sich wohl diejenige des hinter dem 6. Lendenwirbel gelegenen 1. Kreuzwirbels vollzogen, welcher ehemals

behufs Verbindung mit den Ossa ilei jederseits eine flügelartige Verbreiterung der Querfortsätze aufgewiesen haben wird.

Nachdem schließlich die Ilea und Pubica völlig untergingen, haben wir bei den Ahnen der Denticeten in der Beckenregion ähnliche Verhältnisse, wie man sie ähnlich bei Balaena mysticetus vorfindet.

Jedoch immer weiter ging die Rückbildung: die mit dem stabförmigen Ischium noch verbundenen Femur- und Tibiarudimente gehen der Reihe nach verloren, wie es in ähnlicher Weise an der Rückbildung dieser Knochen bei den Mysticeten von Balaena über Megaptera und Balaenoptera musculus bis zu Balaenoptera rostrata verfolgt werden kann.

Damit haben wir denn die heutigen Verhältnisse der Beckenregion bei den Denticeten und speziell bei Phocaena erreicht und gesehen, welche wandlungsvolle Geschichte das Becken gerade dieser Säuger durchmachen mußte, um den jetzigen Stand zu erreichen.

VI. Resumé.

Das wichtigste der erreichten Resultate in vorstehender Arbeit dürfte wohl die genauere Abgrenzung der Lenden-, Schwanz- und Kreuzregion sein, und zwar mit Hilfe der Rückenmarksnerven. Wir sahen, daß das Lendengeflecht nur aus 6 Rückenmarksnerven hervorging, und daß das kaudalwärts davon gelegene Geflecht der Plexus sacralis war. Es ging dies vornehmlich aus der Verbreitung der aus ihm entspringenden Nerven hervor, welche in ihrer Gesamtheit dem Nervus pudendus communis entsprechen. Natürlich konnte es nur noch ein rudimentäres Geflecht sein, da ja mit dem Verlust der Hinterextremitäten notwendigerweise auch die Nervi glutaeus superior, glutaeus inferior, cutaneus femoris posterior und ischiadicus untergingen.

Außer durch seinen Verbreitungsbezirk wird dieser Plexus auch noch wie bei anderen Säugern und auch dem Menschen durch seine starke Ausbildung als Plexus sacralis gekennzeichnet. Auch bei Phocaena übertrifft das Sacralgeflecht trotz seines rudimentären Charakters dennoch bei weitem alle anderen Geflechte der Spinalnerven an Mächtigkeit.

Es wurde ferner nachgewiesen, daß das Kreuzgeflecht aus 4 kräftigen Wurzeln, den Ventralästen der 4 Kreuznerven

hervorging und proximal mit dem Lendengeflecht, distal mit dem ersten Schwanznerven anastomosiere.

War nun einwandsfrei die Lage des Plexus sacralis nachgewiesen, so konnten wir ferner aus dem Hervortreten seiner Wurzeln aus dem Wirbelkanal folgern, daß die betreffenden Zwischenwirbellöcher der Reihe nach homolog den ersten vier Foramina sacralia anteriora anderer Säuger sein mußteu. Damit war zugleich erwiesen, daß der Wirbel proximal vor der ersten Wurzel des Kreuzgeflechtes als Homologon des 1. Kreuzwirbels und der distal hinter der letzten (4.) Wurzel gelegene Wirbel als 1. Schwanzwirbel anzusehen sei.

Bisher hatte man bei den Walen als 1. Schwanzwirbel denjenigen angesprochen, welcher sich mit dem 1. Hämapophysenpaare verbindet. Es wurde jedoch nachgewiesen, daß die Auffassung der Hämapophysen als Grenze der Kaudalregion eine ziemlich willkürliche ist, und durchaus nicht den Verhältnissen bei den übrigen Wirbeltieren und speziell bei den übrigen Säugern entspricht. Gegenüber dem außerordentlich wechselnden Auftreten der Hämapophysen sehen wir dagegen bei allen Säugern mit unveränderter Konstanz den Plexus sacralis in Verbindung mit den Kreuzwirbeln. Wir konnten daher mit Recht diejenigen Wirbel, aus welchen die Wurzeln des Kreuzgeflechtes bei Phocaena hervorgehen, als Homologa der Kreuzwirbel ansehen.

Gleichzeitig wurde durch diese neue Grenzregulierung zwischen Kreuzgegend und Lenden- bezw. Schwanzregion eine auffällige Kluft überbrückt, welche bisher die Wale scheinbar von den übrigen Säugern trennte und sowohl in der überraschend großen Zahl von Lendenwirbeln als auch in dem auffällig proximal stattfindenden Aufhören des Rückenmarks schon innerhalb der Lendenwirbel bestand. Statt der bisher allgemein anerkannten 14 Lendenwirbel bei Phocaena haben wir nach dem neuen Einteilungsprinzip nur noch 6, also genau so viel wie bei den amphibioten Carnivoren (Lutra und Enhydra) und einigen Pinnipediern (Trichechus, Stenorhynchus).

Außerdem sehen wir jetzt auch das Rückenmark genau in derselben Wirbelregion wie bei den übrigen Mammalia, nämlich in der Sacralgegend enden.

Bezüglich des Beckens bei Phocaena wurde nachgewiesen, daß wie bei erwachsenen Tieren, so auch bei dem 7,1 cm langen Embryo nur noch das Ischium jederseits vorhanden sei und weder vom Ileum noch Pubis auch nur die geringste Spur vorkommt.

Das Ischium ist nicht als ein zufälliges Ueberbleibsel von nur historischem Wert anzusehen, sondern verdankt seine Persistenz lediglich seiner Funktion als Stützpunkt für die Crura corporis cavernosi. Die beiden anderen Beckenteile dagegen gingen infolge Fortfalles ihrer Inanspruchnahme unter.

Bei dem Umwandlungsprozeß des Beckens muß zunächst eine Drehung der Axis iliaca in kaudaler Richtung um den betreffenden Sacralwirbel erfolgt sein, ähnlich wie bei Phoca; denn nur so läßt sich die weit nach hinten unter die Kaudalwirbel verschobene Lage des Ischium erklären. Ferner muß vor erfolgtem Verschwinden der Pubica ein Auseinanderweichen der letzteren in lateraler Richtung stattgefunden haben. Als Beweis hierfür kann man das ganz auffällige Auseinanderweichen der geraden Bauchmuskeln ansehen, welche sich bei anderen Säugern am Pubis anheften und parallel neben der Linea alba liegen.

Dieses Auseinanderweichen der geraden Bauchmuskeln wurde auch als Grund dafür nachgewiesen, daß äußerlich bei Phocaena vom Penis nichts zu sehen ist. Letzterer wird vielmehr nach der Erektion durch die Musculi retractores penis in die zwischen den geraden Bauchmuskeln befindliche dreieckige Grube zurückgezogen.

Am Ischium selbst wurde eine mit zunehmender Reife vor sich gehende erhebliche Streckung festgestellt. Diese Streckung entspricht völlig dem von Eschricht und Daudt nachgewiesenen beschleunigten Wachstum der Lendenregion als Ausdruck der Anpassung an das Wasserleben.

Zum Schluß sei noch erwähnt, daß das Ischium des jüngsten Phocaena-Embryos, sowie zweier Embryonen von Delphinus und Beluga zwei laterale Höcker besitzt, und daß das Längenwachstum, wie sich aus der Verschiebung der Höcker nach hinten ergibt, hauptsächlich am proximalen Ende des Ischium erfolgt.

Literatur.

1) Pander und d'Alton, Skelett der Cetaceen, 1827.
2) Meckel, System der vergleichenden Anatomie, 1828.
3) Cuvier, G., Recherches sur les ossements fossiles, 1836.
4) Cuvier, F., De l'histoire naturelle des Cétacés, un recueil et examen des faits dont se compose l'histoire naturelle de ces animaux, 1836.
5) Rapp, Die Cetaceen, 1837.
6) Vrolik, Ontleedkundige Aanmerkingen over den noordschen Vinvisch (Balaenoptera rostrata). Tijdschrift voor natuurlijke Geschiedenes en Physiol. door van der Hoeven en de Vries, 1837.
7) Eschricht, Zoologisch-anatom.-physiol. Untersuchungen über die nord. Waltiere, Bd. I, 1849.
8) Stannius, Beschreibung der Muskeln des Tümlers (Delphinus phocaena). Arch. f. Anat., Phys. und wissenschaft. Med. von Joh. Müller, 1849.
9) Burmeister, On a new Cetacean. Ann. and Mag. of Nat. Hist., 1866, Vol. XVII.
10) Van Bambeke, Quelques remarques sur les squelettes des Cétacés. Bulletins de l'Académie royale de Belgique, Sér. 2, T. XXVI, 1868.
11) Van Beneden, De la composition du bassin des Cétacés. Bull. Acad. Belg., Sér. 2, T. XXV, 1868.
12) Carte and Macalister, Anatomy of Balaenoptera rostrata. Phil. Transact. Roy. Soc. London, Vol. CLVIII, 1868.
13) Krauss, Beiträge zur Osteologie von Halicore. Arch. f. Anat. und Phys., 1870.
14) Malm, Hvaldjur i sveriges Museer Ar. 1869, Stockholm 1871.
15) Struthers, On some points in the anatomy of a great Fin-Wale (Balaenoptera musculus). Journ. Anat. and Phys., Vol. VI, 1871—72.
16) Krauss, Die Beckenknochen des surinamischen Manatus. Arch. f. Anat. und Physiol., 1872.

17) Brandt, Untersuchungen über die fossilen und subfossilen Cetaceen Europas. Mémoires de l'Académie impériale de Sciences de St. Pétersbourg, T. XX, 1873.
18) Murie, Lagenorhynchus albirostris. Journ. Linnean Soc. London, Vol. XI, 1873.
19) Struthers, Hyperoodon rostratus. Journ. Anat. and Phys. Vol. VIII, 1873—74.
20) Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches, 1874—1900.
21) Weyhe, Uebersicht der Säugetiere nach ihren Beckenformen. Zeitschr. f. d. ges. Naturw., Bd. XI, 1875.
22) Huxley, On the characters of the pelvis in the mammalia and origin of mammals which may based on them. Proc. Roy. Soc., Vol. XXVIII, 1879.
23) Roux, Kampf der Teile im Organismus, 1881.
24) Hyrte, Lehrbuch der Anatomie des Menschen, Wien 1881.
25) Struthers, On the bones, articulations and muscles of the rudimentary hind-limb of the Greenland Right-Wale (Balaena mysticetus). Journ. of Anat. and Phys., Vol. XV, 1881.
26) Leche, Zur Anatomie der Beckenregion bei Insectivoren. R. Svenska Vetensk.-Akad. Handlingar, Bd. XX, 1883.
27) Roux, Beiträge zur Morphologie der funktionellen Anpassung. Arch. f. Anat. und Phys., 1883.
28) Weber, Studien über Säugetiere. Ein Beitrag zur Frage nach dem Ursprung der Cetaceen, 1886.
29) Heitzmann, Die deskriptive und topographische Anatomie des Menschen, 1886.
30) Wiedersheim, Zur Urgeschichte des Beckens. Bes. Abdruck aus den Berichten der Naturf. Ges. zu Freiburg, Bd. IV, Heft 3, 1888.
31) Struthers, On some points in the anatomy of a Megaptera longimana. Journ. of Anat. and Phys., Vol. XXII, 1888.
32) Flower, Einleitung in die Osteologie der Säugetiere. Uebers. von Gadow, 1888.
33) Gegenbaur, Lehrbuch der Anatomie des Menschen, 3. Aufl., 1888.
34) Bouvier, Observations anatomiques sur l'Hyperoodon rostratus. Annales des Sc. nat., T. XIII, Paris 1892.
35) Kükenthal, Vergleich.-anatom. und entwickelungsgesch. Untersuchungen an Waltieren, 2. Teil, 1893.
36) Struthers, On the rudimentary hind-limb of a great Fin-Whale (Balaenoptera musculus). Journ. of. Anat. and Phys., Vol. XXVII, 1893.
37) Brösicke, Lehrbuch der norm. Anatomie des menschl. Körpers, 1895.
38) Struthers, On the external characters and some parts of the anatomy of a Beluga. Journ. of Anat. and Phys., Vol. XXX, 1895.
39) Müller, O., Untersuchungen über die Veränderungen, welche die Respirationsorgane der Säugetiere durch Anpassung an

das Leben im Wasser erlitten haben. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXXII, 1898.
40) Schmidt, Vergleichend-anatom. Studien über den mechan. Bau der Knochen und seine Vererbung. Zeitschr. f. wissensch. Zool. von v. Siebold und Kölliker, Bd. LXV, 1899.
41) Ellenberger und Baum, Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere, 1900.
42) Leche, Zur Morphologie der Beutelknochen. Biologischer Foreningens Förhandlingar Stockholm, Bd. XII, 1901.
43) Lönnberg, Zool. Anzeiger, 1902, No. 677.
44) Kehrer, Zur Phylogenie des Beckens. Verhandlungen des Naturw.-med. Vereins zu Heidelberg, N. F. Bd. V, Heft 4.

Figurenerklärung.

Abkürzungen.

A Anus
a Sehne des Musculus retractor ischii
a' lateraler Flechsenschenkel des Musc. retractor ischii
a'' medialer " " " " "
a''' Aponeurose im Innern " " " "
A.h Arteria hypogastrica
A.m " mesenterica inferior
A.o Aorta abdominalis
A.p Arteria pudenda interna
A.s " sacralis media
b' periphere Abteilung der kraterartigen Vertiefung des Ligamentum interischiadicum
b'' zentrale Abteilung der kraterartigen Vertiefung des Ligam. interischiadicum
b''' die sichelförmigen Wülste am Ligamentum interischiadicum.
bc Musculus bulbo-cavernosus
c herzförmiger Ausschnitt in der kraterförmigen Vertiefung des Ligamentum interischiadicum
cd. 1—7 Vertebrae caudales No. 1—7
C.p Crura penis
d Dorsalseite
dist distal
fa Fascikel zwischen Penis und Os ischii
fl.c Musculus flexor caudae
F.tr Fascia transversa
i.c Musculus ischio-cavernosus
i.r Intestinum rectum
kr kragenartiger Rand der Fascia transversa
l. 1—6 Vertebrae lumbales No. 1—6
L.s Ligamentum suspensorium ossis ischii
m Medialseite
m. W Musculus Wilsoni
obl.ext Musculus obliquus externus
obl.int " " internus
O.i Os ischii
p Penis
Per Peritoneum
prox proximal
pt Penistasche
R Niere
R.abd Musculus rectus abdominis
r.i Musculi retractores ischii
r.p " " penis

s. 1—4 Vertebrae sacrales No. 1—4
Sy Grenzstrang des Nervus sympathicus
Tr.abd Musculus transversus abdominis
Ur Ureter
V.d Vas deferens
V.u Vesica urinaria
1 Arteria umbilicalis
2 „ spermatica externa
3 „ epigastrica
5 Arterie für den Musculus retractor ischii
6 „ „ „ „ ischio-cavernosus
7 „ „ „ „ Wilsoni
8 „ „ das Crus penis und Ligamentum interischiadicum
9 Arteria vesicalis inferior
11—16 die Ventraläste der 6 Lendennerven
17 Nervus spermaticus externus
18—21 die Ventraläste der 4 Sacralnerven
22 Nervus pudendus communis
23 „ vesicalis inferior
24 „ dorsalis penis
25—27 Nerven an diverse Muskeln

Tafel VII.

Fig. 1. Die Ossa ischii von Phocaena No. 1 der Tabelle auf p. 261, a von der dorsalen Seite, b von der medialen Seite gesehen.

Fig. 2. Die Ossa ischii von Phocaena No. 2, a Dorsal-, b Medialansicht.

Fig. 3. Die Ossa ischii von Phocaena No. 3, a Dorsal-, b Medialansicht.

Fig. 4. Die Ossa ischii von dem Phocaena-Embryo No. 5 der Tabelle auf p. 261.

Fig. 5. Die Ossa ischii mit dem zwischen ihnen gelegenen Ligamentum interischiadicum, von der Dorsalseite gesehen. Der Penis ist abgeschnitten.

Fig. 6. Die Ossa ischii mit den Crura penis und dem Musculus retractor ischii etc. von der ventralen Seite. Es sind die Musculi ischio-cavernosi entfernt worden.

Fig. 7. Die Ossa ischii und die zwischen ihnen gelegenen Organe, von der Dorsalseite gesehen. Die Harnblase (*V.u*) ist nach hinten und rechts zurückgeschlagen, um den kragenartigen Rand der Fascia transversa zu zeigen. Die Arteriae umbilicales sind durchgeschnitten worden.

Fig. 8. Ossa ischii mit den zwischen ihnen gelegenen Organen, von der Dorsalseite gesehen. Die Harnblase in ihrer natürlichen Lage. Rechts sind die Aeste der Arteria pudenda interna, links die Zweige des Nervus pudendus communis zum Teil durchschnitten, um das Bild durch zuviel Linien nicht zu verwirren.

Fig. 9. Linke Hälfte des Musculus flexor caudae vom 2. Lendenwirbel bis etwas hinter dem 1. Kaudalwirbel. Ein Teil der Muskelfasern, ist entfernt um die Nervengeflechte zu zeigen (Ventralansicht).

Fig. 10. Linke Hälfte vom 5. Lenden- bis 7. Schwanzwirbel. Die Muskelfasern sind noch mehr entfernt, um auch die Kaudalnerven sichtbar zu machen. Der Nervus pudendus communis (*22*) ist zur linken Seite hinübergelegt (Ventralansicht).

Fig. 11. Linke Seite von der Ventralfläche. Ein Teil der Muskelfasern des Musculus flexor caudae ist entfernt. Infolge Lostrennung des Ligamentum suspensorium ossis ischii ist zwischen dem Musculus flexor caudae einerseits und den Musculi retractor ischii und ischio - cavernosus andererseits eine Kluft entstanden, welche im natürlichen Zustande nicht existiert. Die Blase ist kaudal zurückgeschlagen, ebenso der teilweise abgeschnittene Penis. Man sieht ein Stück der linken Niere (*R*), welche nach der rechten Seite hinübergelegt worden ist.

Fig. 12. Musculus flexor caudae der linken Seite, um das Heraustreten der 6 Lendennerven und des Nervus pudendus communis aus ihm zu zeigen. Blase und Penis sowie Musculi ischiocavernosus und retractor ischii wie in Fig. 11.

Tafel VIII.

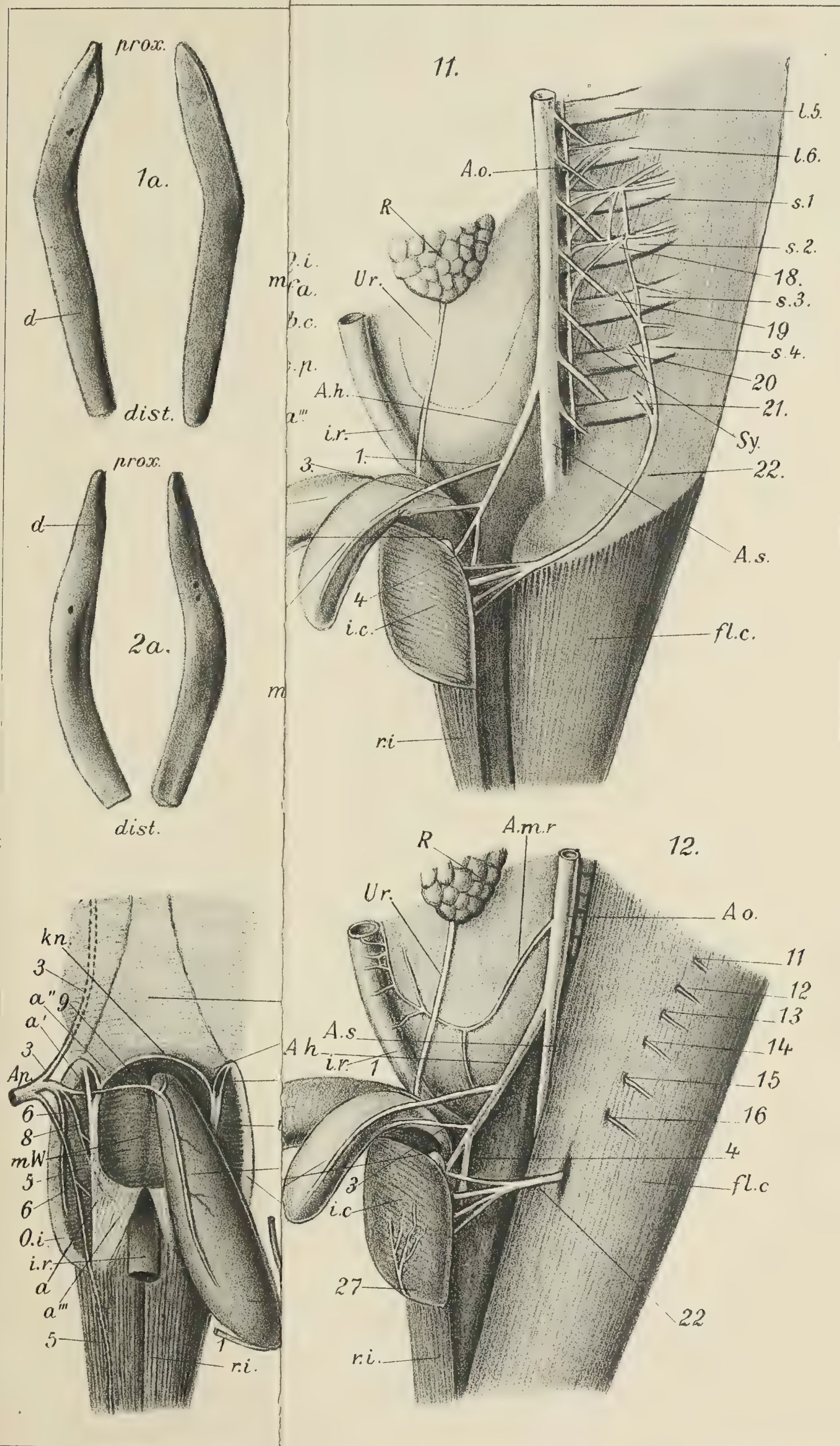
Fig. 13. Ansicht der linken Seite von ventralwärts. Die linke Hälfte der Fascia transversa ist neben der Arteria epigastrica (*3*) abgeschnitten worden, so daß man unter dem Peritoneum die linke Niere vorscheinen sieht. Der Penis ist zum Teil weggeschnitten. Die hervortretenden Lendennerven sind kurz nach ihrem Austritt aus dem Musculus flexor caudae abgeschnitten und ihre Stümpfe nach der linken Seite umgelegt.

Fig. 14. Ventralansicht. Der Penis, teils abgeschnitten, ist nach der rechten Seite zurückgelegt. Die Musculi obliqui interni sind zurückgeschlagen; der rechtsseitige mehr, um den Musculus transversus zu zeigen. Die Musculi recti abdominis sind zur Seite gelegt.

Fig. 15. Ventralansicht. Penis nach hinten und rechts zurückgelegt. Die Musculi recti abdominis in ihrer natürlichen Lage. Die Musculi obliqui interni zur Seite zurückgeklappt.

Fig. 16. Ventralansicht. Die Speckschicht ist bis auf eine kleine Insel um den Anus entfernt und der Penis links zur Seite gelegt.

Fig. 17. Ventralansicht. Natürliche Lage des Penis etc. nach Entfernung der Speckhaut. Nur um die Penistasche und den Anus herum ist ein Teil der Speckschicht stehen gelassen worden.



Knauff del. P. Weise, Lith., Jena.

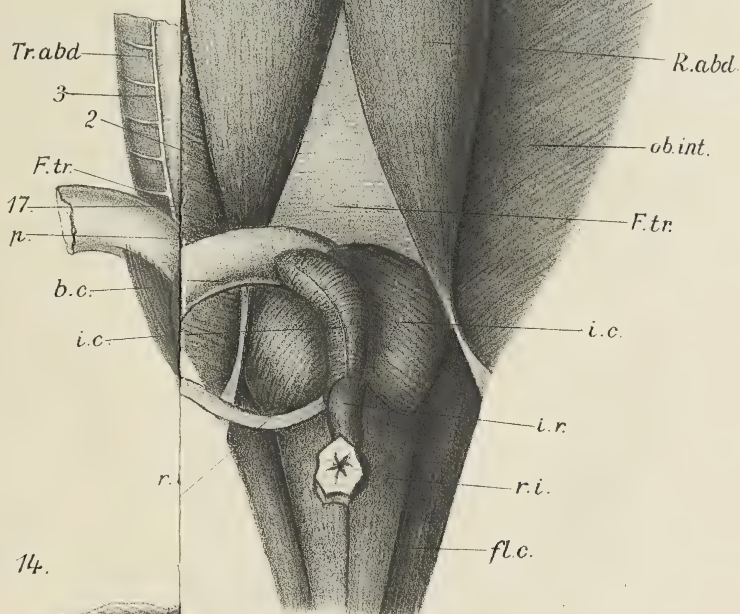
1a. 1b. 2a. 2b. 3a. 3b. 4a. 4b. 5. 6. 7. 8. 9. 10. 11. 12.

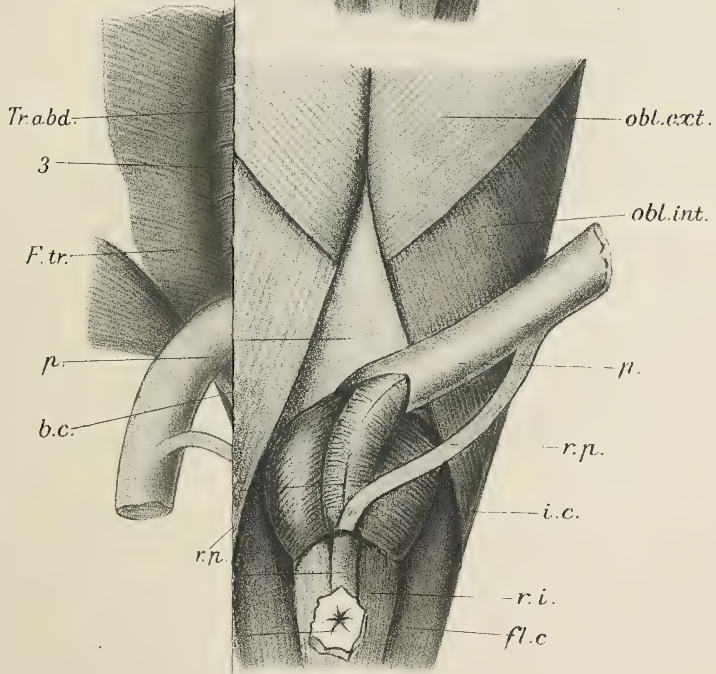


Knauff del.

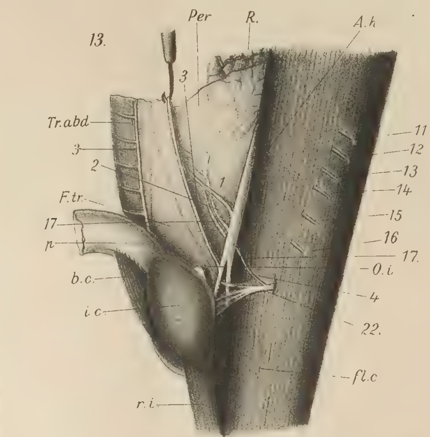
Verlag von **Gustav Fischer**, Jena

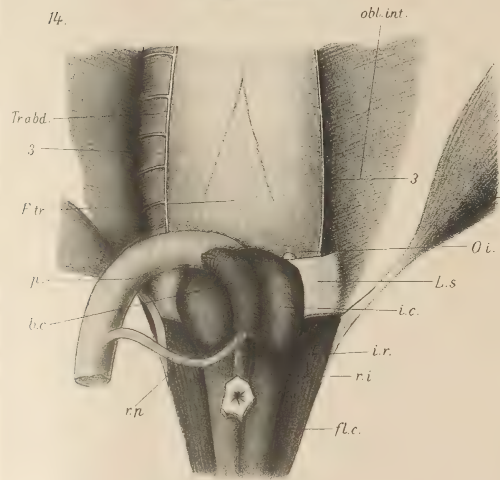
P. Weise, Lith., Jena.

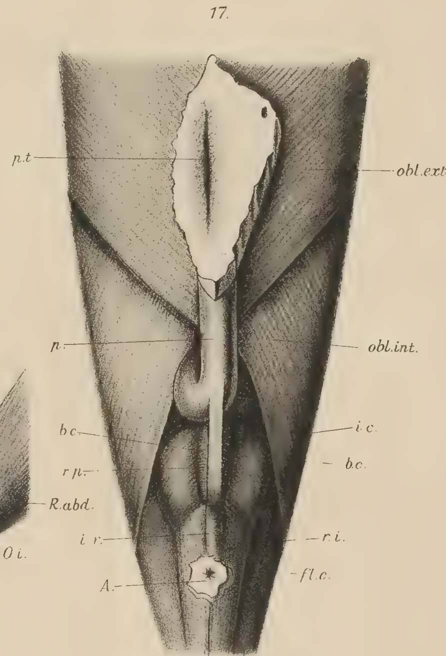


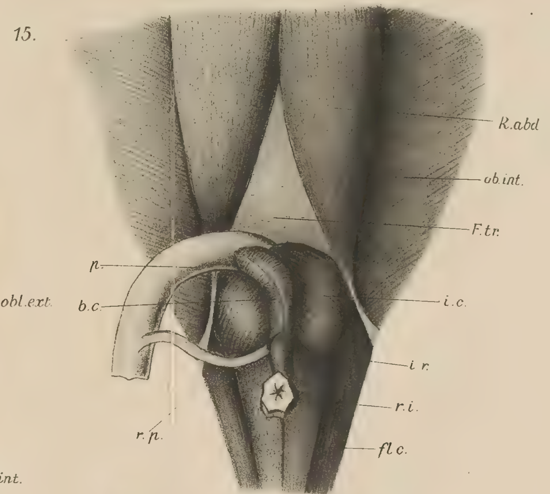


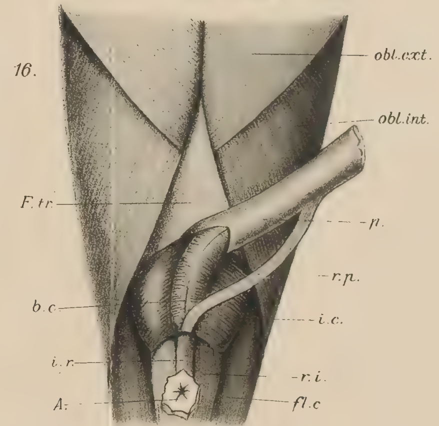
Knauff del. P. Weise, Lith., Jena.











Knauff del. Verlag von Gustav Fischer, Jena P. Weise, Lith., Jena.

(Aus dem Anatomischen Institut der Kgl. Tierärztlichen Hochschule zu Dresden, Medizinalrat Prof. Dr. Baum.)

Ueber den histologischen Bau der Arterien in der Brust- und Bauchhöhle des Pferdes, mit besonderer Berücksichtigung der Anpassung dieser Gefässe an die Umgebung etc.

Von

Max Bärner,
Oberveterinär in Leipzig.

Hierzu Tafel IX—XI und 2 Figuren im Text.

Bei der histologischen Betrachtung des arteriellen Gefäßsystems treten große Verschiedenheiten im Bau der einzelnen Gefäße hervor, und Ranvier trifft sogar auf Grund dieser Wahrnehmung seine Einteilung der Arterien. Er gruppiert sie in solche des muskulösen und solche des elastischen Typus, je nachdem die Hauptschicht dieser Gefäße, die Media, vorwiegend glatte Muskelzellen oder elastische Fasern enthält.

Zu denen des elastischen Typus rechnet er im allgemeinen die großen Gefäße, zu denen des muskulösen die mittleren und kleinen. Zu dieser Einteilung konnte und mußte man vielleicht kommen, solange das Studium des Gefäßsystems ein allgemeines blieb. Bei genauerem Zusehen und unter vergleichender Betrachtung aller benannten Arterien verschiedener Tierarten vermag man aber diesen Standpunkt nicht mehr innezuhalten, denn man sieht bald, daß das Kaliber einer Arterie den Bau ihrer Wand nicht bestimmt, und daß nicht einmal die dem Kaliber annähernd Schritt haltende Wanddicke dabei ausschlaggebend ist. So geht z. B. aus Untersuchungen Baums und seiner Schüler hervor, daß in der Media der großen Gefäße des Beckens und auch des Endstückes der Aorta abdominalis von Pferd und Rind die Muskulatur über das elastische Gewebe bei weitem überwiegt, während auf der anderen Seite mittlere und kleine Arterien, wie die A. subscapularis, zum elastischen Typus gerechnet werden müssen. Ebenso fand ich selbst die Bauchaorta des Pferdes mit ihren großen Aesten zum muskulösen Typus gehörig.

Die maßgebenden Faktoren für den Bau der Arterienwand sind also nicht das Kaliber oder die Wanddicke, sondern offenbar äußere und innere mechanische Verhältnisse: der Druck von außen, Druck von Nachbarteilen, besonders von Knochen und Muskeln, denen die Arterien an- oder eingelagert sind, der Blutdruck und seine Verstärkung und Abschwächung durch die Schwerkraft, Zug und Dehnung bei Bewegungen der Gelenke, die Intensität der Bewegungen überhaupt und die Bewegbarkeit der betreffenden Körperteile. Mittelbar durch diese Faktoren wirken individuelle Verhältnisse, Rasse und Temperament der Tiere, ihr Alter und das davon beeinflußte Herz und seine Tätigkeit. Hierin liegen die wahren Gründe für die Bauart der einzelnen Arterie, wie sie dieselbe im Laufe des individuellen Daseins oder des Daseins der Art erhalten mußte. Nun ist allerdings dieser Zusammenhang nicht überall nachgewiesen, wenn es aber gelänge, die Beziehungen zwischen dem morphologischen Aufbau und der physiologischen Funktion festzulegen, so wäre die Basis zur mechanischen Erklärung der vorhandenen Form oder — wenn man so sagen darf — zur Erklärung der Architektonik der Blutgefäße geschaffen, ohne daß man eine teleologische Erklärung brauchte. Wenn auch das Endresultat eines zweckmäßig schaffenden Willens dasselbe sein wird wie das blinde Walten physikalischer und chemischer Kräfte, so können wir mit Bardeleben hierbei doch auch von einer blinden oder unbewußten Zweckmäßigkeit reden. Eine solche waltet beispielsweise im Knochen, wo sich nach allgemeinen mathematisch-physikalischen Gesetzen nur dort Knochensubstanz bildet, wo die Druck- und Zugkurven es verlangen. Ebenso drängt sich die Annahme auf, daß in den Gefäßen die muskulösen und elastischen Elemente für sich oder in wechselndem Grade gemischt entwickelt, bald verstärkt und bald vermindert auftreten werden, wie die mechanischen Verhältnisse diese **Anpassung** erfordern.

Um diesen Nachweis zu erbringen, sind bis ins einzelne gehende, vergleichende Untersuchungen des gesamten Gefäßgebietes und eine Würdigung aller äußeren Faktoren in Bezug auf die gefundenen, morphologischen Bilder nötig. Auf diesem Wege entstanden unter Leitung des Herrn Medizinalrat Prof. Dr. Baum im anatomischen Institut der Kgl. Tierärztlichen Hochschule zu Dresden einige neuere Arbeiten, welche den mikroskopischen Bau der Blutgefäße der Haussäugetiere zum Gegenstand haben. Nach den vergleichenden Untersuchungen Thienels über die Gefäße der Schultergliedmaße, Busses über die des Beckens und der Beckengliedmaße, sowie Reissingers über die Arterien von Kopf und Hals der meisten Haustierarten

blieb zum Abschluß der Gesamtaufgabe noch die Untersuchung der Aorta und der Gefäße der Brust- und Bauchhöhle übrig. Mit dieser Arbeit, und zwar der Untersuchung der betreffenden Gefäße vom Pferde betraute Herr Medizinalrat Prof. Dr. Baum mich.

Dem liebenswürdigen Entgegenkommen meines hochverehrten Lehrers danke ich es, daß mir die Bearbeitung meiner Aufgabe ermöglicht wurde, indem er mir nicht nur sämtliche technischen und literarischen Hilfsmittel seines Institutes bereitwilligst zur Verfügung stellte, sondern indem er mir auch in wohlwollendster Weise mit seinem wertvollen Rate gern und dauernd zur Seite stand. Ich benutze mit Freuden die Gelegenheit, um ihm an dieser Stelle von Herzen meinen tiefgefühlten Dank auszusprechen.

Zu meinen Untersuchungen fertigte ich von den benannten Arterien der Brust- und Bauchhöhle des Pferdes in kurzen Zwischenräumen Präparate an, wobei ich es insbesondere nicht unterließ, von solchen Stellen Proben zu entnehmen, welche durch ihre Lage und Umgebung in irgend einer Weise ausgezeichnet waren, sei es, daß Lumenveränderungen vorlagen oder Zweiggefäße abgegeben wurden, sei es, daß Richtungswechsel eintrat, oder daß Eigentümlichkeiten in der Lagerung, bezw. in der An- oder Einlagerung vorwalteten. Die gewonnenen Bilder versuchte ich dann in Einklang zu den vorhandenen mechanischen Verhältnissen zu bringen.

Bereits beim Beginn meiner Arbeit traten aber beim Präparieren der Aorta für meine Zwecke an diesem mächtigsten Gefäße des Körpers einige so bemerkenswerte Befunde schon makroskopisch hervor, daß ich nicht umhin kann, deren Beschreibung der eigentlichen mikroskopischen Bearbeitung voranzustellen, zumal da diese Befunde für die in der Einleitung genannten Theorien sprechen.

Zur Anatomie der Aorta.

Die Aorta des Pferdes steigt als Aorta ascendens in kranio-dorsaler Richtung auf und wendet sich dann nach Abgabe des Truncus brachiocephalicus communis mit einem schwach konvexen Bogen in Form des Arcus aortae rück- und aufwärts zur Wirbelsäule, welcher sie sich am 7. bis 8. Rückenwirbel nähert, um dabei als Aorta descendens weiter kaudal zu verlaufen. Eine innige Befestigung an der Wirbelsäule erfolgt jedoch erst etwa vom 12. Rückenwirbel ab, d. h. in einer Entfernung von etwa 40 cm vom Herzen, bei einer durchschnittlichen Länge der Brustaorta von 55 cm. Von hier ab sind Brust- und Bauchteil der Aorta fest mit der Wirbelsäule verbunden.

Wenn nun die eingangs erwähnten Faktoren, äußere Druckverhältnisse u. s. w., bestimmend auf die Gefäßwand wirkten, so müßte bei der Brustaorta eine günstige Gelegenheit gegeben sein, diese Wirkung nachweisen zu können, denn während sie in ihren ersten beiden Dritteln (abgesehen von der Befestigung am Herzen und durch den Trunc. brachioceph. com.) fast frei am Mittelfell und an den Zwischenrippenarterien im Brustraum aufgehängt ist, liegt ihr letztes Drittel fest an der Wirbelsäule, und gelegentlich des Durchtrittes durch das Zwerchfell ist sie von den Pfeilern desselben sogar rings wie von einem Gurt umschlossen. Fertigt man nun von verschiedenen Stellen der Aorta Querschnitte an und mißt dieselben aus, so ergeben sich, ohne daß die Lichtenweite entsprechend abnimmt, tatsächlich große Verschiedenheiten betreffs der Wandstärke, und zwar sowohl unter den einzelnen Querschnitten, wie auch an verschiedenen Stellen desselben Querschnittes.

Dabei muß ich aber vorausschicken, daß die im folgenden angegebenen, absoluten Maße natürlich nur annähernde sein können, denn die Messungen werden stellenweise durch die Umkleidung der Aorta mit Fett erschwert. Es gilt dies besonders vom Aortenstamm in der Herzgegend und von der Bauchaorta, welche bei manchen Pferden im Fett vergraben sind. Beim unumgänglich notwendigen Freipräparieren ist es nicht zu vermeiden, daß bindegewebige Teile, welche zur Adventitia gehören, gleichzeitig mit dem Fett entfernt werden. Ferner muß ich betonen, daß die absoluten Maße bei den einzelnen Pferden verschieden sind, denn einerseits kommen sehr verschieden große Pferde zur Untersuchung, und andererseits scheint auch das Gefäßsystem individuell verschieden entwickelt zu sein. Die relativen Zahlen dagegen bleiben konstant.

Gelegentlich solcher Messungen fand ich nun, daß bei einem mittelgroßen, eben getöteten Pferde die Wand des Truncus aorticus sowie des ersten Drittels der Brustaorta einen Maximaldurchmesser von 7 mm besaß (bei einem anderen Pferde sogar 10 mm). Bereits hier war aber die Wand nicht rundum gleichstark, sondern ihre Dicke bewegte sich in Grenzen von 5—7 mm. Eine Regelmäßigkeit hinsichtlich des Auftretens dünnerer und dickerer Stellen vermochte ich jedoch nicht festzustellen. Bei dem in Rede stehenden Pferde lag die dickste Stelle des Trunc. aortic. auf der rechten Seite, die dünnste auf der linken nach der Vorderwand zu.

Ungefähr von der Mitte der Brustaorta an wurde die Wand allmählich dünner und maß am Ende des zweiten Drittels, ungefähr am 12. Brustwirbel, mit geringen Schwankungen nur noch 3 mm, während sie beim Zwerchfellseintritt an der ventralen Partie am

Boden und den Seitenwänden nur 2,5 mm, am dorsalen Teile, am Dach sogar nur noch 1 mm Durchmesser hatte. Dieses letzte Maß steht in auffälligem Gegensatz zu den Maßen der Seitenwände und des Bodens, besonders aber zu den Maßen der vorhergehenden und auch der folgenden Strecken. Zwar zeigt der Anfang der Bauchaorta ebenfalls zunächst noch das dünne Dach, nach Abgang der A. coeliaca hingegen ist der Unterschied verschwunden, und die Bauchaorta behält fast durchgängig eine Wanddicke von 2—3 mm bis zu ihrem Ende im Becken, wo sie eine solche von gleichmäßig 3 mm erreicht.

Das Ende der Brustaorta weist also im Hiatus aorticus eine Dicke von dorsal 1 mm und ventral 2,5 mm auf, eine gewiß erhebliche und offenbar auch begründete Differenz. Diese wird jedoch noch beachtenswerter, wenn man weiter erwägt, daß die dickste Stelle der Aorta bei diesem Pferde überhaupt 7 mm gemessen hatte. Es stehen sich mithin dickste (Trunc. aortic.) und dünnste Stelle (dorsale Partie der Aorta im Zwerchfell) in Verhältnissen gegenüber wie der Durchmesser eines Bleistiftes und der starken Kartonpapiers. Dabei sind diese beiden Stellen nur etwa $^1/_2$ m voneinander entfernt, und die dünnste Partie liegt noch vor Abgang der großen Arterien der Baucheingeweide.

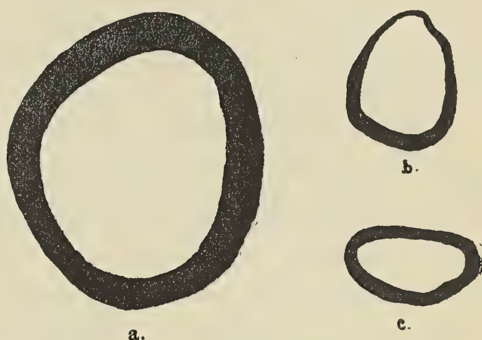


Fig. 1a—c. a Truncus aorticus, b Aorta im Hiatus aorticus, c Ende der Aorta abdominalis. ($^2/_3$ der natürl. Größe.)

Diese Verhältnisse sind keine zufälligen, und sie können nicht allein mit der durch Abgabe von Gefäßen in der Brusthöhle verbundenen Kaliberänderung begründet werden, denn wenn auch die Zwischenrippenarterien eine beachtenswerte Blutmenge wegnehmen, so bleibt doch der Bauchaorta noch zu reicher Inhalt, als daß theoretisch eine Wand von 1 mm Stärke an sich genügen würde, zumal außerdem mit der Abnahme der Wandstärke keine auch nur annähernd entsprechende Abnahme des Gefäßlumens einhergeht.

Zwei Punkte sind es also, die uns hier als auffällige Erscheinungen entgegentreten:

1) die verschiedenen Wandstärken im ganzen Verlauf der Brustaorta: die starke Wand, soweit das Gefäß frei aufgehängt ist, und die bedeutende Verdünnung derselben Wand, soweit es der Wirbelsäule sich nähert und ihr anliegt, sowie

2) die verschiedenen Wandstärken, soweit das Gefäß der Wirbelsäule anliegt und besonders beim Durchtritt durch das Zwerchfell.

Um die Notwendigkeit einer starken Wand an der freihängenden Aorta zu verstehen, stelle man sich zum Vergleich ein Gefäß von gleicher Lichtenweite, aber von viel dünnerer Wand vor. Der gleiche Blutstrom trete unter gleichem Druck in beide Gefäße ein. Dabei wird sich das dünnwandige Gefäß natürlich mehr erweitern als das dickwandige, und die Fortbewegung des Blutes wird im ersteren eine geringere an Schnelligkeit sein als im letzteren. Im starkwandigen Gefäß dagegen ist die seitliche Ausdehnung der Wände viel geringer.

Die Verhältnisse ändern sich aber, wo die Aorta der Wirbelsäule fest anliegt. Die Arbeit, welche vorher die dicke Gefäßwand leisten mußte, um periphere Kraftverschwendung zu verhüten, ersetzt jetzt der Widerstand der Wirbelsäule. Wenn derselbe auch an sich zunächst nur von oben her wirkt, so strahlt doch seine Wirkung durch die innige Befestigung auf die übrige Wand der Aorta aus. Das Verhältnis zwischen der sonst notwendigen Kraftaufwendung der Wand und dem nunmehrigen Widerstand des Knochens wird durch die Veränderungen der Wanddicke veranschaulicht.

Im Aortenschlitz selbst wird dies ganz besonders deutlich. Hier kommen zu dem Widerstand der Wirbelsäule am Dach des Gefäßes noch die Zwerchfellspfeiler als ringförmiger Gurt für die übrigen Wände hinzu. Wahrscheinlich gestattet aber dieser Gurt ventralwärts ein Ausweichen der Aorta, und deshalb ist ihr Boden dicker als das Dach, welches nicht ausweichen kann.

Die geringere Dicke des Daches hat aber noch andere Gründe. Das Dach liegt dem Knochen an und wird bei Kontraktionen der Zwerchfellspfeiler gegen diesen gepreßt. Wie Baum-Thienel von Gefäßen, welche direkt dem Knochen anliegen, beschreiben, ist dabei die Möglichkeit einer Druckatrophie vorhanden, einer Atrophie aber, welche die Arterie in ihrer Leistung wenig herabsetzt; denn wenn auch schließlich die Kontraktilität an Kraft einbüßen mag, so leidet doch die Widerstandsfähigkeit an dieser Stelle nicht. Sie wird im Gegenteil sogar relativ erhöht; man muß

es wenigstens daraus schließen, daß dieser Punkt weder als Prädestinationsstelle für Zerreißungen bekannt ist, noch daß in irgend einer Weise Gegenmaßregeln des Körpers gegen diesen Angriff angedeutet sind. Es wäre das aber sicher der Fall, wenn die Erscheinung eine Gefahr, und sei es auch nur hinsichtlich richtigen Funktionierens bedeutete.

Die geringere Dicke der Aortenwand innerhalb des Zwerchfellsschlitzes hat also zunächst denselben Grund wie beim letzten Drittel der Brustaorta überhaupt: ihre feste Anlagerung an den Knochen, die ein peripheres Ausweichen erschwert. Wenn auch dieses ursächliche Moment das einflußreichste sein mag, so ist aber doch zur Ergänzung noch eine andere Erklärung heranzuziehen. Wir finden immer, daß nur dort Gewebe entwickelt werden, wo sie notwendig sind. Es entspricht ganz und gar der haushälterischen Weise des Körpers, auch hier mit der Gewebsbildung in der Wand sparsam zu sein, wo diese Gewebe nicht gebraucht werden, da ihre Arbeit durch andere, zufällig vorhandene getan wird.

Nach diesen mir notwendig erscheinenden Auseinandersetzungen über die makroskopische Anatomie der Aorta trete ich in die mikroskopische Bearbeitung dieses Gefäßes und seiner Brust- und Baucháste selbst ein.

Technik.

Das zu meinen Untersuchungen benutzte Material entnahm ich dem Tierkörper unmittelbar nach der Tötung, wobei ich besondere Aufmerksamkeit darauf verwendete, die frühere Lage des entnommenen Gefäßstückes an diesem selbst genau zu bezeichnen, so daß sie während der ganzen Weiterbehandlung ersichtlich blieb. Es war das durch Anbringen von Kerben am Rande, eventuell in verschiedener Anzahl, Einstechen von Stecknadeln, Einziehen von Fadenenden mit einem oder mehreren Knoten, Aufreihen der einzelnen Stücke auf Fäden etc. leicht zu bewerkstelligen. Proben aus Gefäßen kleinen Kalibers konnten im ganzen verarbeitet werden so daß ich auch mit dem Mikrotom Querschnitte durch das ganze Gefäß erhielt. Querringe aus großen Gefäßen hingegen mußten in vier (Dach, zwei Seitenwände, Boden) oder mehr Teile zerlegt werden. Die Fixierung und Härtung geschah teils nur mit Alkohol, teils mit Zenkerscher Flüssigkeit und Alkohol in bekannter Weise. Als Durchtränkungsmasse benutzte ich Paraffin von 56—58° Schmelzpunkt.

Hinsichtlich des Schneidens der Gefäße boten sich mannigfache Schwierigkeiten, und zwar besonders bei der Aorta und den anderen großen Gefäßen. Während von den kleineren Arterien Schnitte von

5—6 μ erzielt wurden, war das bei genau ebenso vorbehandelten großen Gefäßen nicht möglich, wenigstens gelang es bisweilen nicht, Schnitte unter 10 μ herzustellen, in welchen eine bestimmte Stelle der Gefäßwand von innen nach außen im Zusammenhang zu übersehen war. Aehnlich verhielt es sich dann mit dem Aufkleben der Schnitte auf den Objektträger. Diejenigen kleinerer Gefäße hielten tadellos fest, während die aus großen Gefäßen oft beim Trocknen absprangen und von neuem geschnitten, frei gefärbt werden mußten.

Als Färbemittel habe ich nach mannigfachen Versuchen und Kombinationen schließlich durchgehends benutzt: Delafields Hämatoxylin in starker Verdünnung zur Kernfärbung und damit zum Studium der glatten Muskulatur, Weigerts Resorcin-Fuchsin und daneben Orcein nach Unna zur Darstellung der elastischen Elemente, sowie endlich Hansens Säurefuchsin-Pikrinsäurelösung und die ähnliche Methode nach van Gieson zur Bindegewebsfärbung. Besonders die Weigertsche, die van Giesonsche und die Hansensche Methode sind für die vorliegende Zwecke sehr gut geeignet und verhältnismäßig wenig zeitraubend. Die Hämatoxylinfärbung von Schnitten aus großen Gefäßen bietet allerdings manche Schwierigkeiten und liefert nur wenig gute Präparate.

Allgemeines.

Zur Festlegung der im folgenden benutzten Nomenklatur und zur Vermeidung von Wiederholungen sei eine kurze Uebersicht über die Histologie des arteriellen Gefäßsystems vorangestellt.

Allen Gefäßen gemeinsam ist eine innere Auskleidung mit Endothel, welches bei den Kapillaren überhaupt die ganze Wand bedeutet. Mit zunehmender Größe der Gefäße legen sich dieser feinen Haut Elemente des Muskel- und Bindegewebes in wechselnder Menge von außen an.

Diese Außenhaut, Membrana accessoria, besteht aus einer bindegewebigen Grundlage mit eingebetteten, elastischen Fasern und glatten Muskelzellen und paßt sich in ihrem Aufbau den jeweiligen Erfordernissen als Schutz-, Stütz- und Verbindungsschicht an. Sie zeigt im allgemeinen eine Neigung zur konzentrischen Schichtung derart, daß die innersten und äußersten Lagen dabei longitudinal, die mittleren zirkulär angeordnet sind. Es ist selbstverständlich, daß sie die Bahnen für die Ernährungsflüssigkeiten und die Nerven enthält.

Aus den angedeuteten Gründen ergibt sich mit Leichtigkeit eine Scheidung der Accessoria in drei Schichten, eine innere, mittlere und äußere: Tunica intima, media und adventitia.

Die auf das Endothel nach außen folgende Tunica intima besteht aus einer bindegewebigen Grundlage, in welche mehr oder weniger reichlich elastische und Bindegewebsfasern in der Längsrichtung eingelagert sind. Da der Querschnitt dieser Längsfaserschicht die quergetroffenen elastischen Fasern als Körnchen

zeigt, wird dieser Bestandteil der Intima auch als Körnchenschicht (Baum-Thienel) bezeichnet. Sie ist in verschiedenem Maße entwickelt und fehlt zuweilen ganz. Endlich findet man hier Anhäufungen verschiedener Zellen (Virchow, Langhans, Key-Åberg).

In vielen Arterien besitzen Intima und Media eine scharf ausgeprägte Grenzlamelle zwischen sich, welche am leeren Gefäß kontrahiert und deshalb auf dem Querschnitt krausenartig gefältelt erscheint. Diese Tunica elastica interna ist gefenstert und meist einschichtig. Ihre Zugehörigkeit zur Intima oder Media ist strittig.

Die Tunica media ist eine Ringfaserhaut, welche bei den kleinsten Arterien aus Muskelzellen besteht, bei größeren sind elastische Fasern beigemengt, und bei den größten verdrängen diese beinahe das Muskelgewebe, aber niemals geschieht dies völlig. In den größten Arterien bilden die elastischen Fasern dicke, konzentrisch verlaufende Platten, deren Zahl 100 und mehr beträgt.

Die Abgrenzung der Media nach der Adventitia hin kann durch eine Tunica elastica externa geschehen.

Die Tunica adventitia besteht aus Bindegewebe, längsverlaufenden, elastischen Fasern, Muskelzellen, Gefäßen und Nerven.

Nach dieser Darstellung würden an der Arterienwand zu betrachten sein:

1) Endothel.
2) Intima.
3) Tunica elastica interna.
4) Media.
5) Tunica elastica externa.
6) Adventitia.

Spezielles.

An der Wand des

Truncus aorticus

prägt sich die Schichtenbildung nur mangelhaft aus, denn eine Grenze zwischen Adventitia und Media ist überhaupt nicht nachweisbar, und auch die Intima ist infolge Fehlens einer Tun. elast. int. nicht deutlich abgegrenzt. Von der Gesamtwand wäre auf die Intima etwa $^1/_{15}$ zu rechnen. Bei einer Gesamtstärke der Wand von 5,8 mm fand ich sie 0,4 mm[1]) dick. Die Intima besteht nur aus der Längsfaserschicht, deren innere Begrenzung grobe Falten zeigt. Die Schicht selbst ist reich an elastischen Fasern von der verschiedensten Dicke. Ebenso ist ihre Richtung verschieden, und nur etwa die reichliche Hälfte verläuft längs. An einzelnen Stellen, besonders dicht unter dem Endothel legen sie sich in verschiedenen Mengen zu Platten oder zu dichten Netzen aneinander. Eine Tun. elast. int. fehlt. Es findet vielmehr ein allmählicher, aber vollkommener

---

1) Die hier und im folgenden angegebenen, absoluten Maße sind sämtlich von Arterien desselben Pferdes genommen.

Uebergang aus der Intima in die Media statt, derart daß zunächst die Fasern beider gemischt auftreten, weiter nach außen nehmen die Längsfasern an Zahl ab und fehlen schließlich ganz. Die Media zeigt eine ganz bedeutende Menge elastischer Ringfasern, welche in verschiedener Stärke und meist in Platten bis zu 0,01 mm Dicke auftreten. Solcher Platten kommen auf einem Querschnitt 100 und mehr umeinandergelegt vor. Unmittelbar an der Intima sind sie im allgemeinen am stärksten, liegen am dichtesten und sind gewellt. Nach außen hin werden die Zwischenräume zwischen ihnen größer und ihre Wellungen flacher, bis sie unter der Adventitia fast gerade verlaufen. Die Zwischenräume enthalten feine und feinste, den Platten abgezweigte und sie verbindende, elastische Fasern und sind im übrigen mit Bindegewebe und Kreismuskulatur angefüllt. Die Tun. elast. ext. fehlt. Die Adventitia ist nur durch wenig lockeres Bindegewebe angedeutet. Ihre geringe Entwicklung ist auch ganz natürlich, denn das Gefäß steht fast frei im Brustraume, so daß eine Befestigung durch die Adventitia an der Umgebung überflüssig wird.

Der Trunc. aortic. ist somit von rein elastischer Bauart.

An seine Beschreibung soll sich nun zuerst diejenige des Trunc. brachiocephalicus com. und seiner Aeste anschließen. Er entspringt etwa 7 cm vom Bulbus aortae entfernt aus der Konvexität des Aortenbogens und teilt sich in die schwächere A. subclavia sinistra und die stärkere A. brachiocephalica (A. anonyma). Letztere gibt den Trunc. bicaroticus ab, verhält sich aber sonst wie die A. subclav. sin. Da die Carotiden von Reissinger untersucht worden sind, genügt es für die vorliegenden Zwecke, wenn ich die A. subclav. sin. und ihre Zweiggefäße beschreibe: 1) A. costocervicalis, 2) A. cervicalis profunda, 3) A. vertebralis, 4) A. thoracica interna, 5) Truncus omocervicalis mit seinen Aesten (A. cervicalis ascendens und A. transversa scapulae), 6) A. thoracica lateralis und 7) A. axillaris.

Der

Truncus brachiocephalicus communis

ist eine große Arterie, deren Wand im Durchschnitt 5 mm mißt. Histologisch springt die Aehnlichkeit mit dem Aortenstamm ins Auge, denn auch hier findet man eine völlige Vermischung der Schichten der Gefäßwand.

Dicht unter dem Endothel tritt eine bindegewebige Lage auf, welche stellenweise feine, elastische Lamellen regellos im Innern zeigt, und welche von verschiedener Dicke, meist aber sehr dünn ist. Hierauf folgt nach außen eine 10—20 mal so starke Zone aus elastischen Längs- und Schrägfasern (Fig. 1), welche relativ stark

sind und innen enger als außen liegen. Weiter nach außen findet man bald Kreisfasern in großer Zahl, die sich innig mit den Schräg- und Längsfasern vermengen. Durch dieses Zusammentreffen der Fasern und Platten unter den verschiedensten Winkeln entstehen komplizierte Netze. Weiter peripher nehmen die Schräg- und Längsfasern an Menge ab und die Kreisfasern zu. Schließlich fehlen die ersteren ganz und die Kreisfasern bleiben allein übrig. Ihre Gesamtzahl beträgt etwa 60 und die äußersten verlaufen gestreckter als die mehr nach innen liegenden, welche im allgemeinen stärker gewellt sind als im Trunc. aorticus. Dieser Faserverlauf ist im wesentlichen rundum derselbe, nur muß hervorgehoben werden, daß sich an der konkaven Seite des Gefäßes eine Anzahl Längsfasern nahe dem Lumen des Gefäßes zu einer Platte ansammelt, welche bei schwacher Vergrößerung einer Tun. elast. int. ähnelt. Die Platte verdient aber diese Bezeichnung nicht, denn erstens kann man stellenweise deutlich erkennen, daß sie nur aus dicht aneinander gelagerten, nicht aber verschmolzenen Längsfasern besteht, und zweitens stellt sie nicht die äußere Grenze der Zone der Längsfasern dar. Die Muskelfasern verhalten sich hinsichtlich ihres Verlaufs analog den elastischen Elementen, d. h. sie besitzen in den inneren Schichten verschiedene Richtungen, in den äußeren dagegen vorwiegend die zirkuläre. Sie liegen meist einschichtig zwischen den Platten und sind an Menge weit in der Minderzahl gegenüber den elastischen Fasern. Insbesondere sind sie nach dem Lumen hin seltener als außen.

Nach dieser Darstellung ist es wohl begreiflich, daß eine scharfe Trennung der Intima von der Media nicht möglich ist. Eine Tun. elast. int. ist zudem nicht vorhanden, und die innige Vermischung von Längs-, Schräg- und Kreisfasern bildet mit ihren mannigfachen Netzformationen eine breite Uebergangszone an Stelle einer präzisierten Grenzlamelle. Schätzungsweise könnte man das Dickenverhältnis der Intima zu dem der Media auf 1 : 10 angeben, wenn man die Zone, welche vorwiegend Längs- und Schrägfasern umfaßt, als Intima, diejenige, welche vorzugsweise Kreisfasern enthält, als Media betrachtet. Eine Tun. elast. ext. fehlt, und man kann auch von einer Adventitia kaum reden, wenn man nicht einige an die Media außen angelagerte Bindegewebszüge dafür ansprechen will.

Der Trunc. brachioceph. com. ist also ein Gefäß des reinsten, elastischen Typus. Der durch die Beimischung schräg verlaufender Elemente bedingte komplizierte Faserverlauf

ist eine Folge der Abzweigung vom Stammgefäß, wobei Fasern von einem zum andern übergehen.

Auch in der

A. subclavia sinistra

ist die Trennung der Wandschichten nur wenig fortgeschritten, und selbst gegen das Ende hin wird sie keine vollkommene. Die Wandstärke nimmt von etwa 3 mm im Anfang bis auf 1,5 mm am Ende ab.

Geht man von dem beim Trunc. brachioceph. gewonnenen Bilde aus, so bemerkt man, daß die elastischen Längsfasern der Intima hier ganz allmählich nach dem Lumen hin und dabei enger zusammenrücken, so daß die ganze Schicht schmäler wird. Die Dicke der Intima sinkt von etwa $^1/_8$ der Wandstärke am Gefäßanfang auf $^1/_{20}$ am Ende. Eine elastische Grenzlamelle in Gestalt einer Tun. elast. int. fehlt durchgehends. Die Media zeigt die größten Verschiedenheiten. Anfänglich gewährt sie Bilder wie im gemeinsamen Kopfarmstamme, d. h. die äußeren Intimafasern mischen sich mit den zirkulären Mediafasern unter Beteiligung von Schrägfasern. Nach außen zu gewinnen dann die zirkulären Mediafasern das Uebergewicht. Nähert sich das Gefäß seinem Ende, so verschwinden Längs- und Schrägfasern mehr und mehr, und es kommen fast nur noch Zirkulärfasern vor. Im Verlauf der A. subclav. sin. herrscht demnach ein großes Durcheinander hinsichtlich der Richtung und Stärke der elastischen Fasern, sowie hinsichtlich des Vorkommens, der Menge und Richtung der Muskelzellen. Die Zahl der elastischen Ringplatten der Media dürfte ungefähr 40—50 am Anfang und etwa 35 am Ende betragen. Eine Tun. elast. ext. fehlt. Die Adventitia ist am Anfang des Gefäßes spärlich entwickelt und besteht nur aus Bindegewebe. Erst nach dem Abgange der A. cervic. prof. finden sich elastische Längsfasern und Muskelzellen ein, welche aber verhältnismäßig gering an Zahl bleiben. Die Dicke der Adventitia wechselt derart, daß man keine Zahlen festlegen kann.

Die A. subclav. sin. ist also ein Gefäß von rein elastischem Typus. Wir finden diesen Typus aber nicht regelmäßig entwickelt, weil der Faserverlauf kein regelmäßiger ist. Diese Erscheinung kann nicht befremden, wenn man erwägt, daß die Arterie auf der kurzen Strecke ihres Verlaufs, und zwar eines gewundenen Verlaufs viele große Gefäße dicht nebeneinander abgibt, daß diese Gefäße sowohl aus der dorsalen wie aus der lateralen Wand abzweigen, und daß dies unter verschiedenen Winkeln geschieht. Bei jeder Abzweigung gehen aber Wandbestandteile des Stammgefäßes in das Zweiggefäß über, und dadurch dürfte

der ungewöhnliche Faserverlauf in der Media dieser Arterie seine Erklärung finden.

Die

A. anonyma

weicht von der A. subclav. sin. kaum ab, nur daß sie infolge einer stärkeren Media etwas dicker in der Wand (3,5 mm) ist als diese.

Von den Aesten der A. subclav. sin. ist 1) die

A. costocervicalis

ein mittleres Gefäß von etwa Bleistiftstärke. Sie steigt an der Luftröhre kopfwärts und gibt im zweiten Intercostalraum die A. intercostalis suprema ab. Der fortlaufende Stamm tritt als A. transversa colli durch den zweiten, bisweilen dritten Intercostalraum aus der Brusthöhle. Die Wand der A. costocerv. ist rundum nicht gleich dick. Im Anfang mißt sie an der stärksten Stelle 1,9 mm, an der schwächsten 1,2 mm. Die letztere befindet sich an der Seite des Gefäßes, mit welcher es der Luftröhre anliegt.

Die Intima ist anfangs mit 0,12 mm an der Wanddicke beteiligt und nimmt im weiteren Verlauf des Gefäßes und seiner Aeste ab, so daß sie in letzteren nur noch 0,03 mm mißt, das ist ca. $^1/_{20}$ der Wandstärke. Im Anfang des Hauptgefäßes besteht die Intima mangels einer Tun. elast. int. nur aus der Längsfaserschicht. Diese zerfällt wieder in eine innere außerordentlich verschieden breite, an manchen Stellen ganz oder fast ganz fehlende Lage aus reinem Bindegewebe und in eine nach außen davon befindliche Anhäufung von starken, elastischen Längsfasern, welche 8- bis 10fach übereinander und dicht an den innersten elastischen Platten der Media anliegen. Eine augenfällige, besondere Anordnung, etwa Platten- oder Netzbildung, liegt nicht vor, auch tritt im allgemeinen keine Vermischung mit den zirkulär verlaufenden Mediafasern ein, so daß die Grenze zwischen Intima und Media relativ deutlich ist (Fig. 2).

Im weiteren Verlaufe des Gefäßes verliert sich nun die bindegewebige Längsfaserschicht sehr bald ganz, und nur der elastische Anteil bleibt übrig. Jedoch auch dieser zeigt bald einen deutlichen Rückgang. Nach Abzweigung der A. intercost. sup. sehen wir z. B. durchschnittlich 5 Reihen, im Intercostalraum noch 2—3, im Endstück der A. transv. colli nur noch eine Lage Fasern, die aber ziemlich dicht liegen und infolgedessen eine Tun. elast. int. formal und funktionell darstellen; nur möchte ich noch nicht direkt von einer solchen sprechen, weil die Querschnitte der einzelnen Fasern bei starker Vergrößerung als Körnchen sichtbar bleiben, während man von einer echten Tunika eine vollkommene

Verschmelzung der Längsfasern fordert und deshalb auch auf dem Querschnitt keine Reihe von Körnchen wie im vorliegenden Falle, sondern eine scharf begrenzte Linie erwartet. Auch Muskelfasern sah ich relativ häufig in der Bindegewebslage und vereinzelt zwischen den elastischen Fasern. Sie liegen meist longitudinal, doch finden sich auch Schrägfasern. Die Media macht zwei Drittel der Wandstärke aus und zeigt, obgleich es sich nur um ein mäßig starkes Gefäß handelt, einen rein elastischen Charakter. Ihre elastischen Platten sind durch Abfaserungen etc. nicht so innig verbunden wie in den großen Arterien und sind sämtlich gleichmäßig gefältelt. Dabei sind sie fast gleich stark und liegen im allgemeinen gleich weit voneinander, während sie sonst häufig in der äußeren Hälfte der Media in flacheren Bögen verlaufen und weiter voneinander entfernt sind als innen. Im Verlauf der Arterie sinkt die Zahl der elastischen Platten von ca. 30 auf 12. Zwischen den Platten liegen die Muskelfasern meist einschichtig und im allgemeinen zirkulär. Nach der Peripherie hin kommen auch Schrägfasern vor. Eine Tun. elast. ext. fehlt. Die Adventitia ist aber auch ohnedies scharf abgegrenzt. Ihre rundum fast gleichmäßige Dicke beträgt durchschnittlich ein Drittel der Gesamtstärke. Sie besteht aus vielem Bindegewebe und elastischen Längsfasern, die teils in 8—12 Platten, teils als Einzelfasern dazwischen gelagert sind. Im ganzen nehmen die Längsfasern im Verlaufe des Gefäßes an Menge zu und liegen dichter. Im Endstück kommen auch Schrägfasern vor. Eine mäßige Menge von Muskelzellen verläuft zirkulär, längs und schräg zwischen den elastischen Elementen.

Die A. costocervicalis besitzt also rein elastischen Typus. Auffällige Veränderungen im Lumen und in der Struktur treten nach dem Abgang der A. intercost. sup. ebensowenig wie während oder nach dem Durchtritt durch den Zwischenrippenraum ein.

2) Die

A. cervicalis profunda

verläßt durch den ersten oder zweiten Zwischenrippenraum den Brustkorb. Es interessiert uns hier ähnlich wie bei der vorigen Arterie die Beschaffenheit der Gefäßwand am Ursprung des Gefäßes und vor dem Herantritt an die Rippen, sowie bei und nach dem Durchtritt durch den Zwischenrippenraum.

Von einer durchschnittlichen Gesamtwandstärke von 0,8 mm im Anfang des Gefäßes entfällt auf die Intima etwa $^1/_{12}$, am Ende aber nur noch $^1/_{20}$. Sie besteht anfangs nur aus der Längs-

faserschicht, in welcher auf das Endothel zunächst eine Bindegewebslage von verschiedener Stärke, aber durchschnittlich ungefähr halber Dicke der Intima folgt. Stellenweise werden hier eine und auch zwei feine, elastische Lamellen sichtbar, welche sich bald weiter voneinander entfernen, bald zu verschmelzen scheinen. Dieses Bild tritt aber nicht rundum gleichmäßig hervor und verschwindet schließlich im weiteren Verlauf des Gefäßes mehr oder weniger. Nach außen davon liegen in 4—5 gewellten Reihen elastische Längsfasern unmittelbar an den innersten Mediaschichten. Im weiteren Verlauf des Gefäßes nimmt die Zahl dieser Reihen ab. Im Intercostalraum sehen wir nur noch zwei. Dafür rücken die Fasern aber immer enger zusammen, und schließlich entsteht oberhalb des Intercostalraumes eine Platte, welche Aehnlichkeit mit einer Tunica gewinnt. Wir befinden uns hier demnach in einer Gegend, welche den Uebergang zu dem von Reissinger beschriebenen Zustande darstellt. R. untersuchte die Arterie in ihrem Endstück und fand, „daß eine Intima so gut wie nicht vorhanden ist; unmittelbar an das Endothel schließt sich die Tun. elast. int. an“. Eine echte Tun. elast. int. fehlt also in den proximalen Partien des Gefäßes und ist nur in den distalen (Reissinger) vorhanden. In den ersteren sind die Intima und die Media durch den Verlauf ihrer Fasern charakterisiert und damit getrennt. Die Media hat fast durchgehends einen Durchmesser von drei Viertel der Gefäßwand. Ihr Hauptbestandteil wird in der von mir untersuchten Strecke aus ca. 20 elastischen Platten gebildet. Anfangs sind sie dick und liegen eng. Distalwärts werden sie dünner und liegen stellenweise etwas weiter voneinander entfernt, so daß größere Zwischenräume entstehen, in denen sich Muskulatur meist in einschichtiger Lage vorfindet. Auch hierin sehe ich einen Uebergang zu dem von R. beschriebenen Zustande, welcher die Media des Endstücks reich an Muskulatur schildert. Anordnung und Richtung der Muskelzellen bieten nichts Besonderes. Eine Tun. elast. ext. fehlt. Die Adventitia ist in einer Dicke von etwa einem Viertel der Wandstärke entwickelt. Sie wird aus Bindegewebe und vielen elastischen Längsfasern aufgebaut, welche durchschnittlich in acht Platten dicht aneinander gereiht verlaufen. Die in mäßigen Mengen vorhandenen Muskelfasern liegen meist längs und nur zu einem kleinen Teile schräg. Sie scheinen distal an Menge abzunehmen.

Die A. cervicalis prof. ist also eine Arterie, welche im Anfangsteil dem elastischen, im Endstück dem muskulösen

Typus angehört. Besondere Eigenheiten, in Bezug auf Lumen, Wanddicke und Wandstruktur, welche auf ihren Verlauf in der Brusthöhle, im Zwischenrippenraum oder oberhalb desselben zurückgeführt werden könnten, sind nicht gefunden worden.

3) Bei einer Beschreibung des Anfangsteiles der

A. vertebralis

kann ich mich — bis auf die Intima — der Darstellung REISSINGERS anschließen, welcher die Arterie in ihrem Verlaufe im Querfortsatzkanal untersuchte.

Hinsichtlich der Intima jedoch sah ich einige kleine Abweichungen von seinen Befunden. Er beschreibt nämlich, auf das Endothel folgend, eine deutliche Tun. elast. int., von welcher er die Einschichtigkeit hervorhebt, da er keine Spaltung in Blätter beobachtete. Diese Angabe ist richtig, wie ich mich selbst an den REISSINGERschen Präparaten überzeugte. Im Anfang des Gefäßes habe ich jedoch diese Tunica vollständig vermißt und eine Längsfaserschicht ohne scharfe Grenze gegen die Media gefunden. Im zentralen Teil der Längsfaserschicht liegt bisweilen eine feine elastische Lamelle, welche eine Tun. elast. int. vortäuschen könnte, und im peripheren Teil befinden sich zahlreiche starke, längsverlaufende, in 3—4 Schichten geordnete, elastische Fasern, welche auf dem Querschnitt als Körnchen erscheinen und sich mit den elastischen Fasern im inneren Teil der Media vermischen. Diese Längsfasern rücken im weiteren Verlaufe des Gefäßes zur wirklichen Tunica zusammen. Hieraus geht die Entstehungsart der Tun. elast. int. aus Längsfasern und damit ein gewisser Antagonismus zwischen dem Entwickelungsgrade beider hervor. Die Media fand ich in Uebereinstimmung mit R. außerordentlich reich an elastischen Elementen, welche hier zahlreicher und häufiger als in irgend einem anderen Gefäß gleichen Kalibers auftreten. Man zählt auf einem Querschnitt 20—30 kräftige elastische Platten, von denen die innere Hälfte enger liegt als die äußere. Dementsprechend sind die Muskelzellen schwach und gering an Zahl. Die Tun. elast. ext. fehlt. Die Adventitia dürfte ungefähr ein Drittel so stark sein als die Media. Die A. vertebralis zeigt also den elastischen Typus in ausgeprägtem Maße.

4) Die

A. thoracica interna

ist ein Gefäß von relativ dünner Wand. Der dem Brustbein aufliegende Teil der Wand ist viel dünner und zwar durchschnittlich nur den dritten Teil so stark wie der gegenüber freiliegende, dorsale.

Von der Intima ist wieder nur die Längsfaserschicht vorhanden. Diese ist durchgehends sehr dünn (im Anfang $^1/_{20}$ der Wanddicke) und wird im Verlaufe des Gefäßes schwächer. Sie besteht im wesentlichen aus Bindegewebe. In diesem markiert sich unter dem Endothel stellenweise eine elastische Lamelle, welche den Eindruck einer Tun. elast. int. hervorrufen kann. Im Anfang der Arterie, wo die Längsfaserschicht noch deutlich hervortritt, sind außerdem 2—3 Lagen einzelner elastischer Längsfasern an der Grenze gegen die Media hin zu bemerken. Muskelfasern habe ich mit Sicherheit nicht nachweisen können. Eine Tun. elast. int. als scharfe Grenzmembran zwischen Media und Längsfaserschicht fehlt. Die Media nimmt im Verlaufe des Gefäßes vom Ursprung bis zum Zwerchfell um die Hälfte an Dicke ab. Die Zahl ihrer elastischen Platten geht dabei von ca. 20—25 auf 10—15 herunter. Die einzelnen Platten oder Fasernetze liegen annähernd gleich weit voneinander entfernt. Die oben beschriebene Verdünnung der nach dem Brustbein liegenden Wand ist neben einem mäßigen Rückgänge der Adventitia am meisten an der Media zu sehen. Die Muskelfasern liegen einschichtig in zirkulärer Richtung zwischen den elastischen Platten. Trotzdem eine Tun. elast. ext. fehlt, ist die Adventitia an den meisten Stellen deutlich abgetrennt. Ihre Dicke wechselt. Im Anfang beträgt sie $^1/_5$, später durchschnittlich $^1/_3$ und an dünnen Stellen der Wand sogar bis zur Hälfte der Wandstärke. Sie besteht aus reichlichen Mengen Bindegewebe und beträchtlichen Mengen einzelner und in Platten vereinigter, elastischer Längsfasern, denen sich im Anfang des Gefäßes außen sogar Zirkulärfasern zugesellen. Im weiteren Verlauf (am dritten Brustbeinwirbel) zeigen sich die letzteren als Schrägfasern und nehmen schließlich gegen das Ende des Gefäßes meist wieder die Längsrichtung an.

Die

A. epigastrica cranialis

wird anatomisch als fortlaufender Stamm der A. thorac. int. bezeichnet, im histologischen Sinne jedoch nicht mit vollem Rechte, denn sie verliert bald den elastischen Typus des Stammgefäßes. Insbesondere finden wir in der Media der dem Brustbein abgekehrten, dorsalen Wand kurz nach dem Anfang des Gefäßes beträchtliche Mengen von Kreismuskulatur in Bündeln, die nur wenige und dünne elastische Fasern zwischen sich zeigen. An den Seitenwänden sind weniger Bündel vorhanden, sie liegen mehr getrennt und sind nur auf die äußere Hälfte der Media verteilt, während

die innere, wie in der A. thorac. int., beinahe völlig von elastischen Platten erfüllt ist. Die dem Brustbein anliegende Wand zeigt den rein elastischen Typus des Stammgefäßes. Dieser Umstand ermöglicht es, daß man in demselben Querschnitt Partien von deutlich elastischem Typus nachweisen kann und solche, die zum muskulösen neigen (Fig. 16 u. 17). Hinsichtlich der Intima und der Tun. elast. int. bietet die Arterie nichts Besonderes gegenüber dem Ende der A. thorac. int. Dagegen ist die Adventitia etwas reicher an elastischen Fasern als dort.

Die beiden Aeste der A. thorac. int., die

A. pericardiacophrenica

und die

A. musculophrenica

ähneln sich sehr. Ueber ihre Intima gilt das bei der A. thorac. int. Gesagte. Auch hier ist es schwer nachzuweisen, ob eine Tun. elast. int. vorhanden ist, da das ihr ähnelnde Gebilde dicht an den äußersten, elastischen Platten der Media liegt. Auffälligerweise sind die elastischen Platten der letzteren weit nach innen gedrängt, während die an Masse überwiegenden Muskelzellen mit wenigen feinen, elastischen Fasern nach außen davon liegen. Die Richtung der Muskeln ist verschieden. Wenn auch die größte Menge Kreisrichtung besitzt, so treten doch reichlich Schräg- und Längsfasern auf. Die Muskelzellen sind teils bündel-, teils lagenweise geordnet. Eine Tun. elast. ext. fehlt. Die Adventitia weist reichlich elastische Längsfasern in Platten und mäßige Mengen ebenso gerichteter Muskelzellen auf.

Die A. thorac. int. ist also, wie sich aus den vorstehenden Befunden ergibt, ein Gefäß von rein elastischem Typus und zwar von ihrem Ursprung bis zum Zwerchfell. Die als ihr fortlaufender Stamm zu bezeichnende A. epigastr. cran. zeigt unmittelbar nach dem Abgange eine Mischung der muskulösen und elastischen Elemente derart, daß die freie Wand vorwiegend Muskelfasern, die dem Brustbein zugekehrte vorwiegend elastische Fasern aufweist (Fig. 16 u. 17). Die beiden Zweige der A. thorac. int. zeigen in noch höherem Grade als die A. epigastr. cran. den muskulösen Typus.

5) Der

Truncus omocervicalis

teilt sich nach seinem Austritt aus der Brusthöhle in die A. cervicalis ascendens und die A. transversa scapulae. Diese drei Gefäße sind sämtlich von mittlerer Größe. Das Durchschnittsmaß der Wand

des Stammes beträgt etwa 0,8 mm. Seine Intima ist 0,02 mm stark und fast überall gleichmäßig dick. Sie besteht nur aus einer doppelreihigen Platte elastischer Längsfasern von mittlerer Stärke, welche unmittelbar den Mediafasern anliegt. Ihr innerer Rand ist stark in Falten gelegt. Eine Tun. elast. int. fehlt zwar, sie kann aber durch die eben beschriebenen Platten vorgetäuscht werden. Die Media nimmt $^2/_3$ der Wandstärke ein und enthält ca. 18 elastische Platten mittlerer Stärke. Die innere Hälfte derselben liegt enger zusammen als die übrigen, und da die ersteren mit ihren Wellen ungefähr der inneren Gefäßbegrenzung folgen, sind auch sie stark in Falten gelegt. Die äußeren Lamellen sind mehr gestreckt. Die Muskelfasern findet man meist zirkulär, seltener schräg angeordnet und zwar in der inneren Hälfte einschichtig, weiter nach außen mehrschichtig und zwischen den äußersten, elastischen Platten sowie vor allem direkt unter der Adventitia sogar in dünnen Bündeln, welche nicht selten in diese ausstrahlen. Eine Tun. elast. ext. fehlt. Die Adventitia umfaßt durchschnittlich $^1/_3$, an manchen Stellen bis zur Hälfte der Wanddicke. Sie besteht aus Bindegewebe und elastischen Längsfasern in konzentrischen Platten von verschiedener Dicke. Die Verschiedenheiten entstehen dadurch, daß sich die Fasern ein- oder mehrschichtig zu Platten vereinigen. Auch glatte Muskelzellen finden sich hier und zwar sind sie ziemlich reichlich eingestreut. Sie verlaufen in zirkulärer, longitudinaler und schräger Richtung.

Die

A. cervicalis ascendens

zeigt im allgemeinen das Aussehen ihres Stammgefäßes, ihre Wanddicke beträgt etwa 0,6—0,7 mm im Anfang. Die Intima ist etwas dicker wie im Stammgefäß und weist stellenweise 4—5 Reihen elastischer Fasern auf (Fig. 3). Diese stellen in derselben Weise wie dort die ganze Intima vor. Der bindegewebige Anteil der Längsfaserschicht fehlt fast ganz und dient nur als Bindemittel der elastischen Elemente. Ebenso fehlen Muskelzellen. Die Tun. elast. int. ist nicht vorhanden, trotzdem ist auch hier durch den Faserverlauf die Grenze zwischen Intima und Media scharf gekennzeichnet. Die Media bildet $^3/_4$ der Wandstärke, und läßt 12—15 elastische Platten erkennen, welche sich hinsichtlich ihrer Lagerung wie im Stammgefäß verhalten. Es ist aber auffällig, wie viel mehr die Muskulatur hier entwickelt ist als im Stammgefäß, und man könnte beinahe von einer äußeren muskulösen und einer inneren elasti-Hälfte der Media reden. Wenn man die Anordnung der Muskel-

zellen von innen nach außen gehend mustert, so sieht man, daß sie anfangs einschichtig, später mehrschichtig zwischen den elastischen Lamellen liegen und schließlich in dünneren Zügen und Bündeln auftreten. Ihre Richtung ist durchgehends die zirkuläre. Die Tun. elast. ext. fehlt. Die Elemente der Schichten, welche sie zu scheiden hätte, mischen sich vielmehr in geringem Grade miteinander. Die durchschnittlich $^1/_3$—$^1/_4$ der Wand einnehmende Adventitia läßt im Bindegewebe eingebettet 6—8 Platten elastischer Längsfasern und eine relativ große Menge glatter, einzeln liegender Muskelzellen erkennen, die in den verschiedensten Richtungen verlaufen.

Die

A. transversa scapulae

hat in ihrem Bau mit der vorigen große Aehnlichkeit. Ihre Wand ist verschieden dick. Es gibt Stellen von 0,4 mm Durchmesser, aber auch solche von beinahe 1 mm.

Abgesehen davon, daß die einzelnen Reihen der Längsfasern stellenweise etwas auseinander rücken, gleicht die Intima der des vorigen Gefäßes. Eine Grenzlamelle in Gestalt einer Tun. elast. int. mangelt auch hier. In der Media herrschen jedoch besondere Verhältnisse und zwar hinsichtlich der Lagerung der elastischen Platten. An dünnen Stellen liegen etwa 18 eng aneinander gedrängt und verlaufen innen gewellt und außen flacher. An dicken Wandstellen finden wir das gewöhnliche Bild der geschlängelten, elastischen Platten nur bei den 8—10 innen liegenden. Der übrige Raum ist von Kreismuskulatur erfüllt, in welcher kurze elastische Fasern in allen möglichen Richtungen sichtbar sind. Die glatten Muskelzellen bilden hier wirkliche Gruppen. An den oben erwähnten dünnen Wandstellen hingegen liegen sie nur einschichtig zwischen den Platten. Es ist mithin die größere Dicke der Wand in erster Linie durch die Anhäufung der glatten Muskulatur bedingt. Eine Tun. elast. ext. fehlt. Die Adventitia ist von sehr verschiedener Dicke. Ihre elastischen Fasern zeigen nicht rundum den regelmäßigen Verlauf wie sonst. Während sie an einer Stelle längs liegen und Platten bilden, sehen wir sie an anderen die schräge Richtung annehmen. Außerdem mischen sich noch elastische Mediafasern hinein, so daß das Bild sein sonstiges Ansehen verliert. Ebenso verhält es sich mit den Muskelfasern.

Der Truncus omocervicalis stellt also eine mittlere Arterie von elastischem Typus dar. Es sind nur schwache Andeutungen vorhanden, welche für eine Neigung zum Uebergang

zum muskulösen Typus sprechen. Seine Aeste, die A. cervic. asc. und A. transv. scap. entwickeln diese Neigung etwas deutlicher.

6) Die

A. thoracica externa

ist ein mittelgroßes Gefäß, welches eine durchschnittliche Wanddicke von 0,8 mm besitzt. Seine Intima ($^1/_{20}$ der Wandstärke) besteht nur aus der Längsfaserschicht, und zwar aus einer dünnen Bindegewebslage dicht unter dem Endothel und elastischen Fasern. Dieselben liegen in ein bis zwei konzentrischen Schichten, dicht aneinander gereiht unmittelbar der Media an, so daß man sie in ihrer Gesamtheit für eine Tun. elast. halten möchte, zumal da diese Platte etwas dicker ist, als die benachbarten, elastischen Mediaplatten und deshalb gegenüber diesen im Gesichtsfeld hervorspringt. Es geschieht das um so mehr, als sie sich auch stärker färbt als diese. Als echte Tunica kann man aber diese Ansammlung elastischer Elemente wiederum nicht bezeichnen, weil man hier Reihen feiner, dicht gedrängter Körnchen sieht an Stelle des in solchem Falle nötigen Querschnitts in Form einer Linie. Der bindegewebige Anteil der Intima enthält eine beträchtliche Menge glatter Muskelfasern in der Längsrichtung. Eine selbständige Tun. elast. int. fehlt. Die Media nimmt etwa die Hälfte der Wanddicke ein und zeigt ein total anderes Bild als die des Stammgefäßes. Die Zahl ihrer elastischen Platten wechselt etwas, und die einzelnen Platten verlaufen nicht als Ganzes rundum. Manchmal sind sie unterbrochen oder schieben sich durcheinander. Auch ist der konzentrische Verlauf nicht streng gewahrt. Immerhin läßt sich die Zahl der Platten auf etwa 10 schätzen. Sie sind dünner als die Platten des Stammgefäßes. Die innersten 2 oder 3 bleiben noch einigermaßen in gleichen Zwischenräumen und der Lumenbegrenzung parallel gerichtet. Die Hauptmenge der übrigen, nach außen davon liegenden tut dies nicht mehr. Der Grund ist leicht zu ersehen, wenn man das Gefäß auf den Gehalt an Muskulatur untersucht, bezw. mit entsprechenden Farben behandelt. Wie in den vorher beschriebenen, großen Gefäßen die elastischen Elemente die muskulösen erdrücken, so geschieht dies hier im umgekehrten Maßstabe. Die Muskelfasern sind relativ sehr reichlich vorhanden, sie liegen zu 4—5 zwischen den elastischen Platten und in der äußeren Hälfte der Media sogar in dünnen Zügen. Meist ist ihre Richtung die zirkuläre, in der äußeren Hälfte jedoch fehlt es nicht an Schrägfasern, mit einem Worte, der Uebergang vom elastischen zum muskulösen Typus ist bei diesem Gefäße vollendet. Eine

Tun. elast. ext. fehlt. Es erfolgt im Gegenteil ein gegenseitiger Uebergang der Elemente beider angrenzenden Schichten. Die Adventitia nimmt die zweite Hälfte der Gefäßwand ein. Sie zeigt auffallend zahlreiche, elastische Längsfasern in viel Bindegewebe eingebettet. Die Fasern liegen in dichten Reihen, von denen ich 18—20 zählte. Die Lagerung der Fasern ist innen dichter als außen. In mäßiger Menge, aber in den verschiedensten Richtungen findet man die Muskelfasern.

Die A. thoracica externa ist demnach ein Gefäß von überwiegend muskulösem Typus. Interessant ist gerade hier das antagonistische Verhalten der elastischen Fasern der Media und der Adventitia. Beim Schwinden der Fasern in der ersteren steigt deren Menge in der letzteren.

7) Die

A. axillaris

stellt eine Arterie größeren Kalibers dar. Ihre Wanddicke am Ursprung wechselt und mißt durchschnittlich 1,5 mm. An der Intima vermochte ich die an den vorhergehend beschriebenen Gefäßen sichtbaren Besonderheiten nicht zu unterscheiden. Sie wird einzig und allein aus elastischen Längsfasern gebildet, welche ziemlich stark sind und sich dicht zu 4—5 konzentrischen Platten zusammenlagern. Die Dicke dieser Schicht beträgt etwa 0,04 mm, das ist ca. $^1/_{40}$ der Gesamtstärke. Sowohl ihr Aufbau wie auch ihre Dimensionen bleiben rundum gleich. Die Beteiligung des Bindegewebes an der Bildung der Intima ist gering und nur dazu angetan, die elastischen Elemente zusammenzuhalten. Muskulöse Elemente habe ich in Uebereinstimmung mit Thienel deutlich nachweisen können, und zwar verlaufen sie in longitudinaler Richtung. Eine Tun. elast. int. fehlt gänzlich. Die Media wechselt in ihrer Dicke sehr. Während sie an der kaudodorsalen Wand bis zu 1 mm beträgt, geht sie an der gegenüberliegenden auf 0,3 mm zurück. Ebenso zeigt auch ihr histologischer Bau Verschiedenheiten. Die Zahl der elastischen Platten beläuft sich zwar beinahe ringsum gleichmäßig auf 30, jedoch ist das Verhalten derselben sehr abweichend. An starken Wandstellen des Gefäßes sehen wir kräftige elastische Platten in gleichmäßigen Abständen und in engen Falten liegen, an dünnen Stellen hingegen sind die Platten nur in der inneren Hälfte der Media stark gewellt, in der äußeren verlaufen sie mehr gestreckt, liegen aber sämtlich sehr eng. Die Seitenwände zeigen natürlich Uebergänge zwischen Dach und Boden. Zwischen den Platten liegen die glatten Muskelzellen meist in einer, selten in

2—3 Schichten und meist zirkulär. Die von Thienel beschriebenen longitudinalen Muskelzellen sind am Ursprung des Gefäßes verhältnismäßig selten, aber immerhin nachweisbar. Eine Tun. elast. ext. fehlt. Ganz auffällig verhält sich nun die Adventitia. Wenn man auch ihre Dickenverhältnisse wegen der Beschaffenheit der Adventitia überhaupt und wegen der beim Präparieren leicht vorkommenden Unregelmäßigkeiten schwer angeben und beurteilen kann, so läßt sich doch jedenfalls soviel festlegen, daß die Adventitia der kaudodorsalen Wand viel schwächer ist als die der oroventralen. An letzterer Gegend habe ich Stellen gesehen, wo sie die sechsfache Dicke hat wie die Media (Fig. 18). Allerdings ist sie dann von lockererem Gefüge als sonst. Die elastischen Fasern der Adventitia sind überall in Platten geordnet, von denen ich an dünnen Stellen des Daches ca. 8, am Boden aber bis 30 zählte. Dabei besitzen etwa die inneren 10 Schichten die Längsrichtung, und der Rest verläuft schräg. Die ganze Adventitia ist dabei reich an Bindegewebe und auch verhältnismäßig reich an Muskelfasern in verschiedenen Richtungen.

Die A. axillaris stellt also ein Gefäß von rein elastischem Typus vor. Interessant ist es für unsere Betrachtungen, zu sehen, daß die Adventitia einer besonderen Entwickelung bedurfte. Es liegt nahe, wenn man dies mit ihrem Hauptzweck in Verbindung bringt, nämlich mit ihrer Aufgabe, das Gefäß an der Umgebung zu befestigen. An dieser Körperstelle wird eine ganz besondere Leistung von der Adventitia in dieser Hinsicht verlangt, da es gilt, das Gefäß vom Brusteingang nach der Schultergegend hinüber zu geleiten.

Die Schichtung der Wand in der

Aorta thoracica

ist im Anfangsteil beinahe ebenso undeutlich wie im Truncus aortae. Intima und Media sind hier kaum schärfer geschieden wie dort, nur die Adventitia hebt sich ein wenig prägnanter von der Media ab.

Die Intima schwindet relativ und absolut etwas. Ihr Durchmesser betrug bei einer Wanddicke von 5,8 mm nur noch 0,3 mm. Die Dimensionen der Adventitia sind nicht genau anzugeben, weil eine deutliche innere Grenze fehlt. Ebenso ist die Grenze gegen die Umgebung nicht scharf zu bestimmen. Auch hängt dies, wie bemerkt, von der Art des Herauspräparierens aus dem Körper ab.

Im weiteren Verlaufe nach dem Zwerchfell hin ändert sich das Bild aber bald wesentlich. In der zweiten Hälfte und besonders vom Anfang des letzten Drittels der Brustaorta an wird die Längs-

faserschicht der Intima allmählich immer dünner, dafür aber immer deutlicher gegen die Media abgegrenzt, weil die Fasern sich nicht mehr miteinander vermischen. An einer Stelle von 2 mm Wanddicke maß die Längsfaserschicht 0,05 mm, das ist $^1/_{40}$ der Wandstärke. Ebenso wird die Grenze der Adventitia gegen die Media allmählich deutlicher, und die erstere wird auch dicker. Sie maß am Beginn des letzten Drittels der Brustaorta 0,1 mm.

Endlich finden wir am Ende der Brustaorta, da wo dieselbe sich im Zwerchfellsschlitz befindet, bei einer Wanddicke von 1,6 mm folgende Maße: Intima 0,04 mm, Adventitia 0,3 mm, d. h. der Durchmesser der Intima mißt $^1/_{40}$, derjenige der Adventitia $^1/_5$ der Wandstärke. Beide Häute sind aber ganz scharf von der Media geschieden.

Die Intima im Anfangsteil der Brustaorta besteht fast durchgehends aus dicken und dünnen elastischen Fasern. Sie liegen unter dem Endothel dicht aneinander und fast alle in der Längsrichtung, nach der Media hin lockerer und zuweilen auch schräg gerichtet. Unter dem Endothel sind sie am feinsten, und ihre Querschnitte findet man in mehrere fein gefältelte Linien geordnet, welche der Lumenbegrenzung ungefähr parallel laufen. Diese Erscheinung tritt besonders am Boden des Gefäßes hervor, wo die Intima etwas dünner als am Dach ist. Mit dem Dünnerwerden der Intima im weiteren Verlaufe der Aorta wird auch die Zahl der elastischen Fasern der Körnchenschicht geringer. Sie rücken dabei mehr nach dem Gefäßlumen zu und enger zusammen. Am Beginn des letzten Drittels der Brustaorta besteht die Längsfaserschicht nur noch aus einer 4- bis 5-fachen Lage eng aneinander gedrängter, feiner Fasern dicht am Lumen des Gefäßes. Auf diese folgen nach außen noch wenige vereinzelte Fasern. Die Verbindung besorgen geringe Mengen Bindegewebe, in welchem einzelne Längsmuskelzellen vorkommen. Am Zwerchfell endlich wird die Intima außen durch eine elastische Platte begrenzt, welche besonders am Dach, weniger am Boden des Gefäßes einer Tun. elast. int. täuschend ähnlich sieht. Bei stärkeren Vergrößerungen erkennt man aber, daß es sich um Querschnitte elastischer Längsfasern handelt, die zwar eng beieinander, aber doch nicht so dicht liegen, daß eine scharf begrenzte Lamelle entstände, wie es die Tun. elast. int. sein soll. Inmitten der Intima, d. h. inmitten des bindegewebigen Anteils der Längsfaserschicht befinden sich außerdem noch 1—2 ähnliche, aber schwächere Gebilde. Einzeln liegende Längsfasern fehlen hier fast gänzlich. Dagegen kommen noch vereinzelte glatte Muskelzellen längsliegend vor.

Die Media der Brustaorta zeigt anfangs ein mächtig entwickeltes, elastisches Fasersystem, welches an Masse zwar nicht

ganz das des Truncus aortae erreicht, aber ihm nahekommt und in vieler Beziehung komplizierter gebaut ist als dieses. Abgesehen von der dort ebenfalls vorhandenen und die Reinheit des Bildes störenden Vermischung der Mediafasern mit denen der Intima und Adventitia erschweren hier besonders die vielen Ab- und Verzweigungen der Kreisfasern und das Auftreten der zahlreichen schräg verlaufenden, elastischen und muskulösen Elemente das Verständnis des Aufbaues. Wenn ich angebe, daß die Zahl der Mediafasern etwa 80 beträgt, so ist diese Zahl nur annähernd, und sie begreift in sich die zahllosen, nicht kreisförmig verlaufenden Elemente nicht, welche im Querschnitt auftauchen, eine mehr oder weniger lange Strecke sichtbar bleiben und wieder verschwinden, um anderen Platz zu machen.

Der Grund für dieses eigentümliche Bild im Anfang der Brustaorta liegt erstens an ihrer Krümmung und zweitens darin, daß beim Abgang des Trunc. brachioceph. comm. wechselseitig die Elemente des einen Gefäßes in das andere übergehen. Für die Richtigkeit dieser Gründe sprechen zweierlei Beobachtungen. Erstens besteht der außerordentlich verschiedene Faserverlauf besonders an der zur Wirbelsäule gekehrten Wand, und in dieser wiederum in der äußeren Hälfte, also an Partien, welche die größte Krümmung erleiden, und welche beim Austausch der Elemente mit dem Trunc. brachioceph. com. am meisten beteiligt sind.

Allmählich nehmen nun sämtliche Mediafasern die zirkuläre Richtung an, und man findet bereits am Ende des ersten Drittels einigermaßen das schematische Bild großer Arterien. Die Faserzahl nimmt bis hierher nur wenig ab, dafür geschieht dies um so mehr im Laufe des zweiten Drittels, an dessen Ende man nur noch 40—50 elastische Platten genau zirkulär geordnet bemerkt. Die äußersten zehn liegen etwas enger aneinander. Wenn auch die Dickenverhältnisse der einzelnen Fasern unter sich bis zu dieser Stelle der Arterie sehr verschiedene gewesen sind, so behielten doch die stärksten ihren Durchmesser ungefähr bei. Im letzten Drittel der Brustaorta nimmt derselbe aber stark bis auf etwa die Hälfte ab. Wir finden dann am Ende der Brustaorta im Zwerchfell am Dach ca. 35, am Boden ca. 50, mittelstarke, konzentrische Fasern oder Faserplatten, welche außen etwas enger liegen, sonst aber relativ nicht unbedeutende, mit Kreismuskeln gefüllte Zwischenräume zwischen sich lassen.

Eine Tunica elastica externa fehlt selbstverständlich. Von einer Adventitia kann man aus oben angegebenen Gründen

erst in der zweiten Hälfte der Brustaorta sprechen. Mit einigen Bindegewebszügen beginnend, weist sie kaudal von der Mitte bald elastische Längsfasern auf, welche in dicht gefältelten Reihen oder Platten und je nach der Dicke der Adventitia in verschiedener Zahl auftreten. Am Beginn des letzten Drittels gibt es 12—15 solcher Reihenplatten, wobei ich hervorheben möchte, daß sich darunter an den Seitenwänden auch Schrägfasern finden, welche ganz spitze Winkel mit der Gefäßachse bilden. Am Ende der Brustaorta, also im Hiatus aortic. steigt die Zahl dieser Platten stellenweise auf 20. Jedoch ist die Anordnung hier nicht gleichmäßig. Man findet neben der beschriebenen Lagerung in einfache Reihen, bezw. Platten bald Anhäufungen der letzteren übereinander, bald eine regellose Verstreuung der Einzelfasern. Was endlich die Muskelfasern der Adventitia betrifft, so habe ich mit Sicherheit solche in der zweiten Hälfte der Brustaorta beobachtet.

Die Brustaorta ist nach dem Vorhergehenden ein Gefäß von rein elastischem Typus. Nur im äußersten Endstück findet man eine nennenswert reichere Einlagerung glatter Muskelzellen in die Media.

Die einzigen Aeste der Brustaorta, die

Aa. intercostales,

sind kleine Gefäße von der Stärke eines Gänsekiels. Sie treten bis an die Brustwirbel heran und teilen sich in einen dorsalen und ventralen Ast. Der letztere, der Hauptast, schlägt sich um und verläuft im Zwischenrippenraum, bezw. Sulcus intercost. ventralwärts. Es entsteht nun die Frage, ob bei diesem eigentümlichen Verlaufe Besonderheiten vor allem zwischen dem aufsteigenden und dem absteigenden Aste bemerkbar werden (Fig. 13 u. 14).

Die Intima der Intercostalarterie besteht am Ursprung nur aus einer dünnen Längsfaserschicht, in welcher man an einzelnen Stellen unmittelbar unter dem Endothel eine geringe Bindegewebsanhäufung mit verstreuten glatten Längsmuskelzellen erkennen kann. Nach außen davon liegt eine einschichtige, an manchen Stellen sogar zweischichtige Platte aus starken, elastischen Längsfasern. Im weiteren Verlauf verschwindet bald die bindegewebige Schicht, und es bleibt nur die elastische Platte übrig, welche im absteigenden Teile schließlich ganz und gar den Charakter einer Tun. elast. int. erhält. Die Media nimmt im aufsteigenden Teil die Hälfte bis zwei Drittel der Wandstärke ein, im absteigenden dagegen bis zu vier Fünftel. Sie ist auch im Anfang nicht rundum gleichmäßig dick. Es gibt vielmehr Partien von 0,3—0,6 mm

Durchmesser. An dünnen Stellen sieht man ca. 16 verschieden dicke, zirkulär verlaufende, elastische Platten eng aneinander gedrängt und gleichmäßig über die Media verteilt. An der dicken Partie dagegen fallen zwei verschieden gebaute Mediahälften auf. Die innere besteht aus etwa 8 relativ dünnen und voneinander entfernt gelagerten Faserplatten, die äußere dagegen aus ca. 15 dicken, eng gelagerten und stark gewellten (Fig. 13). Die Zwischenpartien zwischen den dünnen und den dicken Stellen enthalten die Uebergänge. Diese Differenz in der Wanddicke bleibt bis zur Umschlagsstelle der Arterie am Wirbel bestehen, nur gleicht sich die Verschiedenheit unter den Lamellen aus, und man findet am Umschlag der Arterie 12—15 gleichmäßig entwickelte und verlaufende Platten. Gleichzeitig treten die äußersten ein wenig auseinander und lassen Raum für glatte Muskulatur. Während nämlich dieselbe sich bisher in einfachen Schichten zwischen den elastischen Platten vorfand, bemerkt man nun eine Ansammlung derselben in Bündeln. Nachdem aber die Arterie den Umschlag vollendet hat, ergibt sie auch, und zwar fast mit einem Male ein ganz anderes Bild (Fig. 14). Die vorher vorhandenen elastischen Fasern sind verschwunden. Nur wenige feine Fäserchen durchziehen noch den Raum, der im übrigen ganz von Muskulatur ausgefüllt wird. Sämtliche Muskelzellen verlaufen genau zirkulär und zeichnen sich durch ihre langgestreckten, fein geschlängelten Kerne aus. Die Arterie hat damit im absteigenden Aste den muskulösen Typus angenommen, während sie im aufsteigenden Teile den elastischen in ausgesprochener Weise zeigte. Am absteigenden Aste können Differenzen in der Wanddicke zwar nicht nachgewiesen werden, jedoch fällt es auf, daß ein Teil der Gefäßwand (etwa ein Viertel derselben) beinahe gestreckt verläuft. Das Gefäß erhält dadurch auf dem Querschnitt ein Aussehen, als sei es an dieser Stelle von der Seite her komprimiert, und tatsächlich ist dies die Partie, mit welcher es der Rippe anliegt.

Die Tun. elast. ext. fehlt. Die Adventitia ist nicht überall gleich stark. Ihre Dicke beträgt im Anfang $^1/_2$—$^1/_3$ der Wandstärke, am Ende $^1/_5$. Ihre elastischen Längsfasern sind in etwa 8 Reihen, anfangs weniger regelmäßig als später, angeordnet. Es scheint, als ob die Fasern gegen das Ende der Intercostalarterie hin an Stärke und Zahl zunähmen. Die Muskelzellen liegen fast sämtlich in der Längsrichtung und sind in nur mäßiger Anzahl vorhanden.

Die Intercostalarterien gehören also bis zur Umschlagsstelle dem elastischen Typus, im absteigenden Ast hingegen dem rein muskulösen Typus an. Die Anlagerungsstelle des letzteren an die Rippe ist etwas abgeflacht.

Nach dieser Abschweifung gelegentlich der Beschreibung der Aa. intercost. kehre ich zur Schilderung der Aorta desc. zurück und komme nunmehr zu derjenigen der

Aorta abdominalis.

Sie bietet in ihrem Verlaufe eine ganze Menge bemerkenswerter Momente für die vorliegenden Betrachtungen, besonders deshalb, weil sie trotz ihrer Größe keineswegs den Charakter einer Arterie des elastischen Typus wahrt.

Die Bauchaorta zeigt ganz ähnlich wie das Ende der Brustaorta eine ziemlich genaue Trennung ihrer Schichten. Ihre Intima mißt am Ende der Brustaorta etwa $^1/_{40}$ der Gesamtstärke, und dieses Verhältnis verändert sich auch durch die ganze Bauchaorta hindurch kaum. Bei der Beschreibung des inneren Baues der Intima kann ich auf die Brustaorta zurückgreifen, wenn auch das Bild im Laufe der Bauchaorta etwas wechselt. Im allgemeinen verläuft die innere Begrenzung der Intima in flachen Wellenlinien. Doch gibt es auch Stellen mit starker, tief einschneidender Faltung, an welcher sich manchmal sogar die Media beteiligt. Gewöhnlich wird aber nur die Längsfaserschicht davon betroffen. Irgendwelche Gründe für diese Verschiedenheiten in der Fältelung der Lumenbegrenzung sind ohne weiteres nicht einzusehen. Es ist nicht ausgeschlossen, daß es sich um Zufälligkeiten handelt, es ist ebenso gut aber auch möglich, daß diese Bildung eine charakteristische ist, eine Bemerkung, welche nicht nur für das in Rede stehende, sondern für alle Gefäße gilt. Meist sieht man unter dem Endothel eine Schicht von Bindegewebe liegen, in welchem zuweilen und an einzelnen Stellen feine, elastische Lamellen hervortreten. Nach außen wird dieser bindegewebige Anteil der Längsfaserschicht der Intima durch eine meist ein-, höchstens zweischichtige, gefaltete Lage elastischer Längsfasern begrenzt. Die von dieser Regel vorkommenden Abweichungen bestehen darin, daß einerseits der bindegewebige Anteil an Dicke wechselt und andererseits sich die elastischen Längsfasern verschieden dicht aneinander lagern, wie ich dies anderweit des öfteren beschrieben habe. In der Brustaorta kommt aber nun hinzu, daß durch das enge Aneinanderliegen der Längsfasern nicht

nur bei schwachen Vergrößerungen auf dem Querschnitt eine Tun. elast. int. vorgetäuscht wird (Fig. 4), sondern daß in diesem Gefäß tatsächlich stellenweise eine solche deutliche und einwandsfreie Grenzlamelle auftritt. Merkwürdigerweise ist sie aber gerade am Beckenende des Gefäßes nicht entwickelt, eine Beobachtung, die ich auch bei Busse finde. Des weiteren habe ich auch bei der Untersuchung dieses Gefäßbezirkes Busses Bemerkung über individuelle Verschiedenheiten in der Entwickelung elastischer Elemente, besonders in der Intima bestätigt gefunden, welche er seinerseits mit dem reichlicheren Vorhandensein elastischer Fasern bei einem Anatomiepferde gegenüber einem Pferde belgischer Abkunft illustriert.

Abgesehen von individuellen Verschiedenheiten im Bau der Intima treten aber in diesem und dem anliegenden Gefäßbezirk außerordentlich häufig pathologische Prozesse auf, welche die hier beabsichtigten Untersuchungen stören. Bekanntlich sind mindestens 94 Proz. aller Pferde mit Wurmaneurysmen der Baucharterien behaftet, und diese Erkrankung führt unter anderem zu Veränderungen der Intima. Die von mir untersuchten Pferde zeigten dies außerordentlich häufig. Ohne dieselben hier schildern zu wollen, da sie nicht in den Rahmen der Arbeit gehören, sei nur erwähnt, daß die Intima der Bauchaorta um so mehr Verdickungen aufweist, je näher man der Abgangsstelle der am häufigsten erkrankten A. mesent. cran. kommt. Naturgemäß ist der Grad solcher Veränderungen und damit ihre räumliche Ausdehnung verschieden. Man kann sie aber unter Umständen auf dem ganzen Querschnitt der Bauchaorta herz- und beckenwärts verfolgen.

Ganz abweichend von den bisherigen Befunden gestalten sich nun die Bilder, welche man von der Media der Bauchaorta erhält. Im Anfang derselben sieht man auf Querschnitten bis 50 elastische Fasern bezw. Platten, die jedoch weniger dick sind als die der Aorta thorac. Sie bilden, und das ist besonders bemerkenswert, nicht immer genau konzentrische Ringe, sondern zeigen eine gewisse Regellosigkeit im Verlauf und liegen in recht wechselnden Abständen. Außerdem findet man anfangs dicht an der äußeren Grenze der Media etwa 15 ganz eng aneinander gedrängte, elastische Lamellen (Fig. 11). Dieses Bild bleibt in der ersten Hälfte der Bauchaorta am Dach und an den Seitenwänden des Gefäßes annähernd gleich. Am Abgang der A. coeliaca jedoch stellen sich am Boden der Aorta eine größere Zahl von Muskelfasern ein, und besonders am Abgang der A. mesent. cran. treten die elastischen Elemente der Media sehr zurück, während die von ihnen frei gelassenen großen Lücken sich mit Muskelzellen füllen. Dies geschieht

vorzugsweise und zunächst in der äußeren Hälfte der Media. Nach dem Abgange der vorderen Gekrösarterie geht die Beteiligung der Muskulatur am Aufbau der Media des Gefäßbodens wieder etwas zurück, erreicht aber denselben Standpunkt von neuem am Abgang der A. mesent. caud. Von hier ab neigt die ganze Bauchaorta rundum direkt zum muskulösen Typus (Fig. 12). Vor allem tritt dies in den äußeren und mittleren Mediaschichten hervor, während innen noch etwas mehr elastische Elemente verbleiben.

Die glatten Muskelzellen finden sich demnach in reichlicher Anzahl in der Bauchaorta vor. Im Anfang sind sie wie gewöhnlich schichtenweise zwischen die elastischen Fasern eingeschoben, und zwar je nach dem vorhandenen Raume in ein- oder mehrfacher Lage. In geringem Maße bereits am Abgange der A. coeliaca, ganz auffällig aber am Abgange der beiden Aa. mesent. und vor der Teilung in die Beckenäste bilden sie hingegen Bündel, und zwar führt die Anordnung der elastischen Fasern an diesen Stellen und die Gestaltung ihrer Zwischenräume dazu, daß wir in den inneren Zonen der Gefäßwand dünne, flache und außen dicke, runde Bündel finden. Hinsichtlich der Richtung der Muskelzellen gilt als Grundsatz, daß dieselbe in der Regel diejenige der elastischen Fasern ist, d. h. im allgemeinen die zirkuläre. Ausnahmsweise kommen aber auch in den Bündeln der Peripherie am Beckenende der Aorta und an den Abgangsstellen der großen Gefäße glatte Muskeln schräger Richtung vor, von welchen nebenbei bemerkt sei, daß sie zuweilen in die Adventitia ausstrahlen. Eine Tun. elast. ext. fehlt. Die Scheidung der Media von der Adventitia erfolgt jedoch sehr deutlich durch den verschiedenen Faserverlauf ihrer Elemente. Die Adventitia der Bauchaorta ist verschieden stark. Man dürfte aber annähernd das Richtige treffen, wenn man ihre durchschnittliche Dicke auf $^1/_5$ der Wandstärke schätzt. Sie besteht aus viel Bindegewebe und elastischen Längsfasern, welche sich in bekannter Weise in 10 und mehr Reihen legen. Die Fasern im Endstück sind dicker als die Kreisfasern der Media aus derselben Gegend. Hinsichtlich der Muskelfasern komme ich auf das weiter oben Gesagte zurück. Man findet in der Adventitia des Endstückes eine beträchtliche Menge von Muskelbündeln, welche aus der Media herübergekommen sind und nicht selten schräge Richtung annehmen. Es spricht nichts dagegen, wenn man annimmt, daß die einzeln hier vorkommenden Muskelzellen von diesen Bündeln abgezweigt sind. Die Muskelkerne in der Bauchaorta überhaupt sind geschlängelt und gezackt und wesent-

lich kleiner als diejenigen kleiner Gefäße, ein Umstand, auf den auch Busse aufmerksam macht.

Die Bauchaorta ist also ein großes Gefäß, welches in seinem ersten Anfangsteil den elastischen (Fig. 11), im Endstück den muskulösen (Fig. 12) Typus besitzt. Im Verlaufe des Gefäßes vollzieht sich der Uebergang von ersterem zu letzterem. Die Abzweigungsstellen der beiden Gekrösarterien sind in hervorragendem Maße mit Muskulatur ausgestattet.

Das Gefäßgebiet der Bauchaorta läßt sich am besten nach ihren Hauptästen folgendermaßen gliedern: 1) A. coeliaca, 2) A. mesent. cran., 3) Aa. renales, 4) A. mesent. caud., 5) Aa. spermaticae internae. Hieran anschließend sind 6) die Aa. lumbales behandelt.

1) Die

A. coeliaca.

Genaue Maße ihrer Schichten kann man kaum angeben, aus Gründen, welche ich bei der A. mesent. cran. erörtern möchte.

Die Intima ist hinsichtlich ihres bindegewebigen Anteils meist sehr reichlich entwickelt, und in der Faltungsart ihrer Innenbegrenzung waltet die größte Verschiedenheit. Inmitten des Bindegewebes finden sich massenhaft Zellen, unter anderen auch solche mit großer Aehnlichkeit von longitudinal gelagerten, glatten Muskelzellen, sowie feine und gröbere, elastische Lamellen in unbestimmter Anzahl. Die Tun. elast. int. ist typisch entwickelt und liegt in hohen Falten. Die Media ist in den inneren zwei Dritteln rein muskulös gebaut ohne besondere Eigentümlichkeiten. Das periphere Drittel enthält starke, elastische Fasern, welche zwar im allgemeinen die Zirkulärrichtung verfolgen, jedoch auch zahlreiche Schrägfasern unter sich erkennen lassen. Es hat mir sogar den Eindruck gemacht, als ob die letzteren spiralig in der Gefäßwand verliefen, wodurch die Gefäßwand sicherlich eine größere Festigkeit erhalten würde. Die Tun. elast. ext. fehlt. Die Adventitia zeigt im Bindegewebe eingelagert eine größere Anzahl ungeschichteter, elastischer Längsfasern und verhältnismäßig viele Längsmuskelzellen.

Die A. coeliaca ist also eine große Arterie des muskulösen Typus.

Ihr Magenast, die

A. coronaria sinistra,

ist ein mittleres Gefäß von ca. 1,2 mm Wanddicke. Seine Intima besteht aus einer stark ausgeprägten Längsfaserschicht und ist stark

in Falten gelegt. Auf dem Querschnitt sieht man deshalb die innere Begrenzungslinie auf- und absteigen, einerseits tiefe Einschnitte, andererseits warzenförmige Erhabenheiten bildend. Ich maß solche Erhabenheiten von 0,06—0,4 mm Höhe. Die Falten betreffen nur die Längsfaserschicht der Intima und reichen stellenweise fast bis zu ihrer äußeren Grenze. Die Längsfaserschicht besteht zum größten Teile aus Bindegewebe. Meist dicht unter dem Endothel findet man verschieden viele feine Fasern und Platten elastischer Natur, welche der inneren Intimabegrenzung mit ihren Buchtungen folgen. An einzelnen Stellen scheint es sogar zu einer elastischen Basallamelle für das Endothel gekommen zu sein. Im äußeren Teile der Intima hingegen überwiegt vollständig das Bindegewebe, denn es treten nur vereinzelte elastische Fasern auf, die man auf dem Querschnitt durch das Gefäß meist schräg trifft. Desgleichen kommen einzelne wenige Kerne zur Beobachtung, welche große Aehnlichkeit mit den Kernen quergetroffener, glatter Muskelzellen besitzen. Die Tun. elast. int. ist sehr deutlich entwickelt. Die Media ist annähernd rundum gleichdick und nimmt etwa $^3/_4$ der Wandstärke ein. Sie baut sich aus einem dünnen, bindegewebigen Gerüstwerk, reichlichen Mengen glatter, zirkulär verlaufender Muskulatur mit feinen, langgestreckten und geschlängelten Kernen und feinsten, elastischen Fäserchen auf. Letztere durchziehen die Media nach allen Richtungen und sind den Muskelzellen gegenüber bedeutend in der Minderzahl. Eine Tun. elast. ext. als solche fehlt. Zuweilen tritt allerdings eine der noch zu schildernden Membranen der Adventitia für sich in einem gewissen Selbständigkeitsverhältnis auf. Man kann sie aber nicht als Tunica bezeichnen. Die Adventitia mißt etwa $^1/_5$ der Wandstärke und setzt sich aus Bindegewebe und zur Hauptsache aus 12—15 konzentrischen, auf Querschnitten durch das Gefäß in mehr oder weniger flachen Wellen verlaufenden Platten elastischer Längsfasern zusammen. Diese Fasern sind in den inneren Schichten dünner als in den äußeren, wo sie mindestens die vierfache Dicke wie die benachbarten Fasern der Media haben. Außerdem liegen die Fasern der inneren Schichten weiter auseinander als die der äußeren, so daß die Plattenbildung mehr gewahrt ist. Diese ziemlich starke Entwickelung der elastischen Elemente in der Adventitia zeigt den Antagonismus derselben zu den hier mangelhaft hervortretenden elastischen Fasern der Media. Deutliche Züge von Muskelfasern strahlen von der Media herüber, wodurch gleichzeitig die Grenze zwischen Media und Adventitia an diesen Stellen verwischt wird.

Die beiden Aeste der A. coron. sin., der

Ramus anterior und posterior,

sind sich so ähnlich, daß man sie zusammen beschreiben kann. Ihre Wanddicke ist rundum nicht gleichmäßig und beträgt etwa 4 cm von der Abzweigung durchschnittlich 0,6 mm. Von einer selbständig hervortretenden Längsfaserschicht der Intima ist hier keine Rede. Der bindegewebige Anteil der Intima, wie er in der A. coron. sin. vorhanden war, ist verschwunden, und dicht unter dem Endothel findet man nur eine deutliche, kräftig gezeichnete Tun. elast. int. mit vielen Fältelungen. Die Media in einer Dicke von $^3/_4$—$^4/_5$ der Gefäßwand ist reich mit glatten Muskelzellen ausgestattet, zwischen denen nur feine, zirkulär verlaufende, elastische Fäserchen in geringer Anzahl liegen. Besonderheiten oder Ausnahmen in Richtung und Anordnung bestehen gegen sonst nicht. Die oben erwähnte Verschiedenheit in der Wanddicke beruht auf einer Verschiedenheit der Mediadicke, und zwar tritt diese Differenz nicht etwa regellos hervor, sondern wir bemerken, daß, von kleinen Schwankungen abgesehen, die Magenwand etwa um $^1/_4$—$^1/_3$ dünner ist als die andere freiliegende. Eine Tun. elast. ext. fehlt. Trotzdem sind Media und Adventitia durch den Charakter und Verlauf ihrer Fasern scharf geschieden. Die Adventitia ist rundum annähernd gleichdick und mißt etwa $^1/_5$—$^1/_4$ der Wandstärke. Sie enthält in wenig Bindegewebe eingebettet bis 15 in stark gewellten Platten liegende, starke, elastische Längsfasern, denen sich nach außen noch einige unregelmäßig gelagerte Einzelfasern anschließen. Auch hier kommt das antagonistische Verhältnis der elastischen Fasern der Media zu denen der Adventitia sehr zum Ausdruck. Glatte Muskelfasern schieben sich von der Media ein, wobei sie zuweilen von der Zirkulärrichtung zur schrägen übergehen.

Die A. coronar. sin. ist also samt ihren Aesten ein Gefäß des muskulösen Typus. Die Magenwand der Aeste ist etwas dünner als die freiliegende.

Die

A. hepatica,

der zweite Ast des Tripus Halleri, ist ein gleichmäßig starkwandiges Gefäß. Ihre Intima habe ich bei verschiedenen Pferden von sehr verschiedener Dicke gefunden, so daß ich kaum Maße dafür angeben kann. Die Längsfaserschicht ist immer in beträchtlicher Stärke entwickelt, zuweilen aber stellt sie überhaupt die stärkste Schicht der Gefäßwand dar und bildet leistenartige Erhabenheiten, welche nach

dem Tode beinahe das ganze Lumen des Gefäßes ausfüllen. Die dazwischen liegenden Furchen schneiden tief in die Intima ein. Die Längsfaserschicht der letzteren besteht aus einem stark entwickelten, zellreichen Bindegewebsgerüst, in welches elastische Längsfasern und Muskelzellen in Menge eingelagert sind. Die ersteren findet man in mehr oder weniger feinen und feinsten Platten vor. Besonders nahe der Lumenbegrenzung liegen sie eng aneinander und verlaufen dieser parallel. 2—3 von den Platten sind stärker als die anderen, sie bilden gewissermaßen Basalmembranen für das Endothel und können rund um das ganze Gefäß verfolgt werden. Im übrigen Teile der Längsfaserschicht tritt die Plattenbildung nur streckenweise hervor, und die elastischen Fasern liegen meist einzeln, bezw. in lockeren Netzen. Jedoch habe ich auch an manchen Stellen mitten in der Längsfaserschicht eine zusammenhängende, elastische Faserplatte beobachtet, welche annähernd wie eine Tun. elast. aussah. An Serienschnitten läßt sich aber erkennen, daß auch diese scheinbar als zusammenhängende Haut auftretende Verbindung elastischer Fasern vielfach unterbrochen, bezw. stark gefenstert ist. Hinsichtlich der Anordnung der bindegewebigen Elemente der Längsfaserschicht sei bemerkt, daß sie unter dem Endothel die Plattenbildung der elastischen Fasern deutlich wiederholen und ebenfalls konzentrische Schichten bilden. Interessant ist das reichliche Vorkommen glatter Muskelzellen in der Intima der A. hepat., und zwar findet man sie im inneren und äußeren Drittel der Länge nach, im mittleren zirkulär gelagert vor. Auf den großen Muskelreichtum dürfte wohl die starke, postmortale Verengerung des Gefäßes hinauszuführen sein. Die Tun. elast. int. ist typisch entwickelt. Spaltungen in zwei Blätter kommen nicht vor, wohl aber nähern sich ihr hier und da elastische Kreisfasern der Media, so daß bei oberflächlicher Betrachtung eine Spaltung vorgetäuscht werden kann. Die Media ist rein muskulöser Natur. Die glatten Muskelzellen haben die genaue Kreisrichtung und besitzen dicke, stäbchenförmige Kerne. Die wenigen elastischen Fasern sind sehr fein und zeigen Verbindungsfäden durch die Muskelschichten hindurch. Lediglich in unmittelbarer Nähe der Tun. elast. int. finden sich einige wenige stärkere, elastische Fasern, deren oben bereits Erwähnung getan wurde. Eine Tun. elast. ext. fehlt. Die Adventitia bietet wenig Besonderes. Ihre Dicke beträgt etwa $^1/_4$ der Media. Die Hauptmenge der starken, elastischen Längsfasern liegt in ca. 20 gewellten Reihen. Außerdem aber kommen un-

mittelbar an der Media 2—5 Reihen, oder besser gesagt, Platten von elastischen Fasern vor, welche schräg bezw. spiralig verlaufen.

Von den beiden Aesten der A. hepat. ist die

A. hepatica propria

der größere. Sie ähnelt den Aesten der Magenarterie. Von der Wand entfallen $^3/_4$ auf die Media und $^1/_4$ auf die Adventitia. Eine Längsfaserschicht der Intima ist nicht vorhanden. Die Tun. elast. int. hebt sich schön hervor, während die Tun. elast. ext. fehlt. Media und Adventitia bieten keinerlei Besonderheiten.

Der zweite Ast, die

A. gastroduodenalis,

hat im Anfang etwa nur $^1/_3$ von der Größe des ersten. Er ist ebenfalls von muskulösem Typus ohne weitere Eigentümlichkeiten im Bau, als daß bei ihm eine Längsfaserschicht der Intima, ähnlich wie im Stammgefäß, aber nicht in derselben Stärke entwickelt ist. Im Vergleich zur A. hepat. propria sind die elastischen Fasern der Media etwas stärker.

Die A. hepatica ist also mit ihren Zweiggefäßen eine Arterie des muskulösen Typus.

Der dritte Ast der A. coeliaca, die

A. lienalis,

ist nach dem Ursprung ein größeres Gefäß, nimmt aber sehr rasch an Stärke ab. Ihre Wand zeigt auffallende Unregelmäßigkeiten in der Dicke, welche besonders hervortreten, nachdem das Gefäß eine Strecke im Milzhilus verlaufen ist. Die diesem anliegende Wandpartie ist bedeutend dünner als die freien Seiten, und ich sah Querschnitte, in denen sich die fraglichen Partien wie 1:5 verhielten.

Die Intima ist im Anfang des Gefäßes ziemlich dick. Maße, selbst relative, lassen sich aber schwer angeben, weil die zum großen Teile aus Bindegewebe bestehende Längsfaserschicht an und für sich sehr verschieden dick ist und außerdem in hohen Falten mit tiefen Furchen dazwischen liegt. Dicht unter dem Endothel bemerkt man stellenweise 4—5 von den oft beschriebenen, feinen, unregelmäßigen, elastischen Lamellen. Auch sonst sind da und dort elastische Elemente in der Längsfaserschicht verteilt. Muskelzellen kommen zwar vereinzelt in verschiedenen Richtungen auch hier vor, jedoch weder in der Menge noch Anordnung wie z. B. in der A. hepat. Mit dem weiteren Verlaufe des Gefäßes nimmt die Längsfaserschicht an Dicke rapid ab. Interessant ist das Verhalten der Tun. elast. int. Im Anfang des Gefäßes

sieht man auf dem einzelnen Querschnitt nur einige Bruchstücke von ihr, und es erweckt den Anschein, als ob sie gerade dort vorhanden wären, wo die feinen Lamellen der Längsfaserschicht weniger entwickelt sind. Etwa von der Mitte des Gefäßes an tritt die Tunica als zusammenhängende Schicht auf. Im ganzen Verlauf des Gefäßes jedoch springen ihre hohen Falten ins Auge, von denen ich solche über 0,1 mm Höhe gemessen habe. Diese Faltung ist nicht überall gleich, sondern wechselt sehr, meist nimmt aber die ganze Intima daran teil. Die Media bietet wenig Besonderes. Im Anfang des Gefäßes mögen wohl etwas mehr elastische Kreisfasern vorhanden sein, als man bei ähnlichen Gefäßen des muskulösen Typus zu finden gewöhnt ist. Im weiteren Verlauf verschwindet aber diese Erscheinung. Die Anordnung der Muskulatur geschieht meist bündelweise, und ihre Richtung ist im allgemeinen die zirkuläre. Die Dicke der Media ist auch hier wie gewöhnlich $^3/_4$—$^4/_5$ der Wandstärke. Eine Tun. elast. ext. fehlt, wohl aber hebt sich die Adventitia deutlich von der Media ab. Sie macht etwa $^1/_5$—$^1/_4$ der Wanddicke aus und besteht aus zahlreichen elastischen Längsfasern, die aber nur selten in ihrer Anordnung das gewohnte Bild der Plattenformation geben. Meist sind sie dicht aneinander gedrängt und liefern auf dem Querschnitt eine „Körnchenschicht“, wie sie von Baum-Thienel als solche treffend bei der Intima beschrieben wurde.

Die A. lienalis ist also eine Arterie des muskulösen Typus. Im Anfang zeigt sie zwar noch schwache Anzeichen des Uebergangs vom elastischen, und zwar in der mangelhaften Entwickelung der Tun. elast. int. und in der etwas stärkeren Beimengung elastischer Fasern zur Media. Die der Milz anliegende Wand ist dünner als die anderen Wände.

2) Die

A. mesenterica cranialis.

Ihr Studium ist sehr erschwert, weil es selten möglich ist, vollständig normales Material zu erhalten. Insbesondere ist diejenige Partie der Arterie, welche als A. iliocoecocolica bezeichnet wird, fast immer pathologisch verändert, und zwar durch die Anwesenheit oder wenigstens frühere Anwesenheit der Jugendform von Strongylus bidentatus. Durch Untersuchung vieler Gefäße der in Rede stehenden Art mit sehr verschiedengradig entwickelten Aneurysmen, sowie der Gefäße verschieden alter Tiere ist es mir indes gelungen, ein allgemeines Bild vom normalen Zustande dieser Arterie durch Kombination zu erhalten.

Ueber die absolute Wanddicke dieses Gefäßes können keine Angaben gemacht werden, da dieselbe schwankt. Die Media ist etwa 5- bis 6mal so dick wie die Adventitia. Die Stärke der Intima wechselt außerordentlich.

Der Bau der Längsfaserschicht der Intima ist nun etwa folgender: Inmitten eines mehr oder weniger stark entwickelten, zellreichen Bindegewebsgerüstes liegen dünne elastische Längsfasern in lockeren Netzen, welche auf dem Querschnitt verschwommen hervortreten und der inneren Grenzlinie ungefähr parallel laufen. Die Zahl dieser Schichten ist ganz verschieden je nach der jeweiligen Dicke der Intima, welche ebenso wie die Faltung der inneren Begrenzungslinie augenscheinlich häufig unter pathologischen Einflüssen steht und deshalb sehr schwankt. Unter den zahlreichen Zellkernen sind auch solche mit großer Aehnlichkeit von Muskelkernen. Die Tun. elast. int. ist deutlich entwickelt. Sie spaltet sich stellenweise in zwei und auch drei Blätter. An einzelnen Punkten konnte ich sogar noch ihre Zusammensetzung aus Längsfasern erkennen. Die Media bietet insofern ein kompliziertes Bild, als sie erstens ohne Konstanz in ihrer Dicke wechselt, und zweitens weil nur etwa die inneren drei Viertel der Media den muskulösen Charakter besitzen, der Rest jedoch ausschließlich elastische Fasern aufweist. Auch der innere, muskulöse Teil der Media der vorderen Gekrösarterie ist nicht rundum genau gleichartig. An einer Stelle sind zwischen die Muskelzellen wie gewöhnlich feinste, kurze, elastische Fäserchen ziemlich regellos eingestreut, an einer anderen hingegen verraten die Fasern eine Neigung zur Anordnung in konzentrische Lamellen, von denen ich bis 20 zählte. Der äußere, elastische Teil der Media endlich zeigt bis zu 30 eng liegende, stark gewellte, elastische Kreisfasern ohne dazwischen liegende Muskelzellen. Diese Kreisfasern gehen nach der Adventitia hin auffälligerweise in Schräg- bezw. Spiralfasern über und haben noch weiter nach außen die deutliche Neigung zur Annahme der Längsrichtung. Durch diesen Uebergang zu den Längsfasern der Adventitia und die dabei auf engem Raume stattfindende Vermengung von Fasern der Kreis- und Schräg-, Spiral- und Längsrichtung entsteht eine schmale, nach Weigert intensiv färbbare Zone aus dichtem Fasergewirr, welches bei seiner immerhin eingehaltenen Schichtung in konzentrische Röhrenplatten der Gefäßwand eine ungemeine Kräftigung verleihen muß (Fig. 10). Eine sichtbare Abgrenzung der Media gegen die Adventitia hin fällt dadurch naturgemäß weg, zumal da auch eine wirkliche Tun.

elast. ext. fehlt. Es löst sich zwar an manchen Punkten die innerste der Kreisfasern von ihrer Umgebung los und erscheint wie eine Tunica gefaltet; sowohl der Aufbau dieser Platte aus Kreisfasern, als auch ihre Lage — nicht außerhalb, sondern innerhalb der übrigen Kreisfasern —, sowie endlich ihr nur stückweises Vorkommen gestatten nicht, sie als Tunica zu bezeichnen. Aus den geschilderten Gründen ist es auch schwer, die Adventitia genau abzugrenzen. Die Menge ihrer echten Längsfasern wechselt ebenfalls an verschiedenen Partien der Gefäßwand. Sie liegen teils ungeschichtet eng aneinander, teils in gewellten Platten, deren ich bis 20 sah. Glatte Muskelzellen treten in mäßiger Menge und wie die ihnen benachbarten, elastischen Elemente gerichtet auf.

Die A. mesent. cran. stellt somit ein Gefäß von überwiegend mukulösem Typus dar. Nur die äußeren Mediaschichten lassen eine starke Ansammlung elastischer Elemente erkennen. Das Vorkommen und die Richtung dieser Mediaelemente, sowie ihre innige Vermischung mit den ebenfalls reichlich entwickelten, elastischen Adventitiafasern gibt dem Gefäße große Festigkeit, deren es bei seiner frei hängenden Lage und als Befestigungsapparat für große Darmpartien wohl bedarf (Fig. 10).

Die

Aa. jejunales

sind kleinere Arterien und zeigen, wie zu erwarten, unter sich gleiche Bilder. Verschiedenheiten in der Wanddicke sind hier kaum nachweisbar, jedenfalls sind sie, von kleinen Differenzen abgesehen, nicht in dem Maße vorhanden wie z. B. in der A. lienal.

Die Intima ist am Anfang des Gefäßes ziemlich dick und erreicht zuweilen fast ein Viertel der Wandstärke. Später nimmt ihre Längsfaserschicht bedeutend ab und verschwindet schließlich ganz. Sie besteht anfangs aus einem Bindegewebsgerüst, in welches die elastischen Längsfasern nicht geschlossen in Platten, sondern in lockeren Netzen eingebettet sind, so daß man die Querschnitte der letzteren als verschwommene, wenig scharf gezeichnete Linien sieht, welche der in groben Falten liegenden, inneren Begrenzung parallel laufen. Ihre Zahl ist verschieden, sie dürfte im Durchschnitt auf 8 anzugeben sein. In dem zellreichen Bindegewebe finden sich auch Zellen, deren Kerne trotz geringerer Größe als die entsprechenden der Media große Aehnlichkeit mit Muskelkernen haben. Eine Tun. elast. int. findet man im ganzen Gefäßverlauf gut ausgeprägt. Von der eine echte Muskelhaut

darstellenden Media ist wenig Besonderes zu sagen. Sie macht etwa die reichliche Hälfte der Gefäßwand aus. Ihre elastischen Fasern sind im Anfang ziemlich fein, späterhin etwas stärker, und ihre mit dünnen, langen Kernen versehenen Muskelzellen liegen zum größten Teil, aber nicht sämtlich zirkulär. Besonders in der zweiten Gefäßhälfte gibt es auch Schrägfasern ohne besondere Anordnung. Die Tun. elast. ext. fehlt. Die Adventitia zeigt im Anfang eine beträchtliche Stärke, und zwar bis zu einem Viertel der Gefäßwand, das ist hier beinahe die Hälfte der Mediadicke. Später nimmt sie zwar an absoluter Stärke etwas ab, an relativer aber in Bezug auf die nunmehr schwindende Media zu. Die Adventitia ist wie gewöhnlich durch ihren Faserverlauf deutlich abgegrenzt. Ihre sehr zahlreichen, elastischen Fasern liegen eng, sind aber nicht allzu stark. Die inneren sind etwas dünner als die äußeren. Die Anordnung in konzentrische Platten fand ich weniger ausgeprägt, so daß auch deren Zahl nicht präzis anzugeben ist. Sie dürfte bis zu 20 im Anfang betragen. Muskelzellen habe ich nur wenige angetroffen.

Die Dünndarmarterien sind also muskulös, mit relativ starker Entwickelung der elastischen Elemente in der Adventitia.

Die

A. colica media

(Fig. 15) ist eine mittlere Arterie, anfangs von annähernd gleicher Wanddicke ringsum. Im weiteren Verlauf tritt aber eine gewisse Ungleichheit hervor, und die dem Darm anliegende Wandpartie verhält sich zur freien wie 2:3. Im wesentlichen finden wir den Bau der vorigen Arterien hier wieder. Nur scheint es mir, als ob die Längsfaserschicht der Intima während des Gefäßverlaufes schneller verschwände als dort.

Ohne weiteres kann ich unter die gegebene Beschreibung noch die

A. colica dorsalis und **ventralis**

fassen, denn sie ähneln einander und der A. colica med. sowie, abgesehen von Größenunterschieden, auch den Arterien des dünnen Darmes derart, daß man sie zusammen schildern kann. Hinsichtlich der Größenverhältnisse im Anfang möchte ich hinzufügen, daß die A. colica ventr. eine Gefäßstärke von ca. 5 mm, die A. colica dors. und med. von 4 mm und die Aa. jejunales von 2 mm besitzen.

Im

Ramus iliacus

ist die Verdünnung der dem Darm anliegenden Wand ebenfalls zuweilen bemerkbar, und es gibt Wandpartien, die in ihren Dicken-

verhältnissen wie 1:4 sich gegenüberstehen. Eine Längsfaserschicht der Intima in den bekannten Falten kommt anscheinend nur im Anfangsteil und an der der Anheftung am Darme gegenüberliegenden Wand vor. Die Media ist echt muskulös. Ihre glatten Muskelzellen zeigen die Kreisrichtung und entbehren jeder Besonderheit. Die Tun. elast. int. ist gut entwickelt, die Tun. elast. ext. fehlt. Der Reichtum der Adventitia an feinen und groben, eng liegenden, elastischen Fasern ist besonders im weiteren Verlaufe auffallend. Die relative Dicke der Adventitia wächst dabei fast bis zur Hälfte der Media. Muskelzellen habe ich hier nicht gesehen.

Auch die

A. coecalis

schließt sich den übrigen Gefäßen an. Die Dimensionen ihrer Schichten sind die gleichen wie bei diesen. Von der Adventitia treten häufig elastische Fasern in die Media herüber und umgekehrt. Auch hier ist die Adventitia reich andicht, aber nur anfangs regelmäßig in Platten gelagerten, elastischen Fasern, welche sich intensiv färben.

Sämtliche Colonarterien, die Blinddarm- und Hüftdarmarterie repräsentieren also den muskulösen Typus. Ihre Adventitia ist ausgeprägt elastisch charakterisiert. Dort, wo die Gefäße dem Darme anliegen, ist die Wand, und insbesondere die Media, manchmal dünner als sonst, ohne daß im übrigen die Bauart dieser dünnen Stelle eine andere als die der dickeren wäre (Fig. 15). Wie bemerkt, gibt es in der A. colica med. Partien, die sich wie 2:3 und in der A. iliaca sogar wie 1:4 verhalten. Diese Verdünnungen erstrecken sich etwa auf $^1/_3$ des Gefäßumfanges und sind zuweilen am toten Gefäße, vermutlich durch postmortale Muskelkontraktion, nach außen oder innen gedrückt. Es entspricht wiederum der haushälterischen Sparsamkeit des Organismus, wenn er die dem Darm anliegende Gefäßwand weniger stark entwickelt, da dieselbe ohnehin den Schutz der Darmwand genießt. Es ist auffällig und spricht für diesen Satz, daß zwar die Hüftdarmarterie jene Erscheinung zeigt, nicht aber die Dünndarmarterien, denn erstere verläuft am Darm, letztere liegen zum größten Teil im Gekröse. Wo aber die Dünndarmarterien dem Darme anliegen, sind sie so dünn, daß etwaige Wanddifferenzen unauffällig werden.

3) Die

Aa. renales

sind mittelgroße Gefäße mit einer durchschnittlichen Wanddicke von über 1 mm.

In der Intima ist die Längsfaserschicht in wechselndem Grade entwickelt. Wo sie vorhanden ist, sehen wir das bekannte Bild: viel zellreiches Bindegewebe und in diesem feine, elastische Längsfasern in lockeren Netzen. Muskelzellen konnte ich einwandsfrei nicht nachweisen. Ebenso wie die Dicke der Längsfaserschicht ist auch ihre Faltung bezw. Leistenbildung recht verschieden, und man findet beinahe alle Phasen der Entwickelung, wie ich sie bei anderen Gefäßen beschrieb. Die Tun. elast. int. ist sehr gut entwickelt und häufig in Blätter gespalten (Fig. 5). Die Media nimmt den breitesten Raum ein. Ihre Muskelzellen folgen der Kreisrichtung, und die Kerne derselben sind ziemlich lang und stark geschlängelt. Die elastischen Fasern treten zwar nicht bedeutender als sonst in einer muskulösen Media hervor, sie sind aber etwas stärker und stehen mannigfach durch Zweige miteinander in Verbindung. Der Uebergang von Fasern in die Adventitia ist zweifellos nachweisbar. Die Tun. elast. ext. fehlt. Die Adventitia beteiligt sich an der Bildung der Gefäßwand mit einem Fünftel. Ihre elastischen Längsfasern sind sehr fein und liegen in etwa 20 gewellten Reihen dicht aneinander. Nur an wenigen Stellen ist der Zusammenhang lockerer. Muskelzellen sind sehr selten.

Die Nierenarterien sind somit Arterien des muskulösen Typus. Die Adventitia besitzt relativ etwas weniger elastische Elemente, dafür finden wir dieselben in der Media etwas stärker als sonst in Gefäßen gleicher Größe und Beschaffenheit.

4) Die

A. mesenterica caudalis.

Ihre Wand ist rundum annähernd gleichdick und mißt anfangs etwa 1,8 mm. Die Längsfaserschicht der Intima ist verhältnismäßig stark und wechselt in ihrer Dicke. Sie ähnelt darin Arterien, wie z. B. der A. coron. sin., d. h. sie zeigt Einbuchtungen und Vorwulstungen in Form von Leisten, deren Querschnitte als Höcker sichtbar werden. Die Intima baut sich aus einem dichten, zellreichen Bindegewebsgerüst auf, in welches relativ wenig elastische Elemente, diese aber vorzugsweise in der Längsrichtung, eingebettet sind. Die feinen, elastischen Membranen, welche sonst zuweilen vorkommen und parallel der Innenbegrenzung verlaufen, treten hier nicht oder

nur wenig hervor. Trotz des Zellreichtums der Intima sind glatte Muskelzellen an ihren Kernen einwandsfrei kaum nachzuweisen. Die Tun. elast. int. ist deutlich als Grenzlamelle entwickelt und liegt in hohen Falten. Die Media nimmt $^3/_4$ der Wanddicke ein und besteht zum überwiegenden Teile aus glatten, zirkulär verlaufenden Muskelzellen. Die elastischen Fäserchen sind fein und verlaufen ebenfalls zirkulär. Außerdem kommen in der äußeren Hälfte der Media einzelne stärkere Fasern vor, welche deutlich in die Adventitia übertreten. Schon daraus geht hervor, daß eine Tun. elast. ext. fehlt. Stellenweise aber, und zwar da, wo aus der Adventitia in die Media übertretende Fasern eine Strecke an der äußeren Grenze der letzteren verlaufen, gewinnt es den Anschein, als ob eine Grenzmembran vorhanden wäre. Es bezieht sich diese Wahrnehmung aber nur auf einzelne Strecken. Die Adventitia bietet wenig Besonderes. Ihre verschieden starken, elastischen Längsfasern liegen wie gewöhnlich in 15—20 gewellten Platten, eingebettet in wenig Bindegewebe und begleitet von wenigen, schräg verlaufenden Muskelzellen.

Von den beiden Aesten der A. mesenterica caudalis liefert die

A. colica sinistra

im inneren Bau ungefähr das nämliche Bild wie ihr Stammgefäß. Auch hier tritt eine Verschiedenheit in der Wanddicke deutlich hervor, und es gibt in einzelnen Querschnitten Wandstellen, deren Durchmesser sich zueinander wie 1:2 verhalten. Die dünne Partie ist wieder die der Darmwand anliegende. Da die Anlagerung an den Darm aber nur auf einem schmalen Streifen erfolgt, so ist es erklärlich, daß die dünne Strecke der Gefäßwand auf dem Querschnitt kurz ist. Die Differenzen in der Wanddicke beruhen auf ebensolchen der Media. An der Intima konnte ich nur im Anfang und auch da lediglich an einzelnen Stellen eine Längsfaserschicht unterscheiden, deren elastische Elemente sich manchmal zu feinen Lamellen sammeln. Solche Lamellen kommen an demselben Orte sogar in doppelter Anordnung vor, die eine unter dem Endothel, die andere in der Mitte der Längsfaserschicht. Hinsichtlich weiterer Einzelheiten in der Struktur kann auf das Stammgefäß verwiesen werden. Die Tun. elast. int. ist im ganzen Gefäß deutlich entwickelt und liegt beim Fehlen der Längsfaserschicht (im weiteren Verlaufe ist das letztere die Regel) unmittelbar unter dem Endothel. Auch die Media ist nach der Art ihres Aufbaues als Fortsetzung der entsprechenden Schicht des Stammgefäßes zu betrachten. Das bei diesem vorkommende Ueber-

treten von elastischen Mediafasern in die Adventitia habe ich hier nicht beobachtet, obgleich eine Tun. elast. ext. fehlt. Die Adventitia mißt anfangs $^{1}/_{8}$ der Wanddicke. Bei Abnahme des Gefäßdurchschnittes nimmt sie zwar gleichzeitig ab, jedoch nicht in gleichem Maße, so daß sie später im Verhältnis zur Media etwas dicker erscheint. Im Anfang des Gefäßes liegen ihre elastischen Fasern sehr eng und rein längs in gewellten Platten, später lockert sich ihr enger Zusammenhang, und auch die reine Längsrichtung geht verloren, so daß gegen das Ende des Gefäßes die schräge Richtung vorherrscht. Zahlen- und Maßangaben, insbesondere absolute, haben bei Gefäßen wie dieses wenig Wert, da die Resultate bei der großen Gefäßlänge je nach der untersuchten Stelle verschieden sind.

Der zweite Ast der hinteren Gekrösarterie, die

A. haemorrhoidalis superior,

weicht wenig vom Schwestergefäß ab. Auch im inneren Bau vermochte ich keine Abweichungen festzustellen.

Die A. mesent. caud. repräsentiert also mit ihren Hauptzweigen den muskulösen Typus. Die schmale Anlagerungsstelle der letzteren am Darm ist zuweilen durch eine Verminderung der Wanddicke gekennzeichnet.

5) Die

Aa. spermaticae internae

entnahm ich von Stuten. Es sind kleinere Arterien, deren Wanddicke rundum annähernd gleich ist und ca. 1 mm beträgt (Fig. 6). Die Längsfaserschicht der Intima fehlt als solche zumeist und nur stellenweise sieht man einzelne bindegewebige Reste von ihr. Bei einzelnen Pferden ist die innere Begrenzung des Gefäßes glatt, bei anderen hingegen zeigt sie auf dem Querschnitt tiefe Einbuchtungen und hohe Hervorragungen, an deren Bildung sich auch die Media beteiligt. Die Tun. elast. int. ist kräftig entwickelt und liegt in hohen Falten. Bisweilen spaltet sie sich in zwei und auch mehrere Blätter. Die Media enthält zwar in überwiegendem Maße glatte Muskelzellen in zirkulärer Richtung. Jedoch sind auch elastische Elemente in beträchtlicher Menge eingestreut, und sie haben manchmal einen größeren Durchmesser als gewöhnlich. Sie sind dabei stärker gefältelt und halten den konzentrischen Verlauf nicht immer regelmäßig inne. Eine Tun. elast. ext. fehlt. Die Adventitia ist kräftig, aber verschieden stark entwickelt. Sie besitzt an

manchen Stellen nahezu $^1/_3$ der Mediadicke, an anderen weniger. Ihre Fasern liegen in fein gewellten Platten, deren Zahl bis 18 beträgt. Es scheint mir, als ob durchgehends nur wenige und zwar die zu äußerst liegenden, elastischen Fasern eine genaue Längsrichtung, die inneren einen mehr schrägen Verlauf hätten. Muskelfasern sind nur in geringer Zahl vorhanden.

Die inneren Samenarterien sind somit Gefäße des muskulösen Typus. Auffällig ist ihre verhältnismäßig dicke Wand, besonders im Vergleich zu den im folgenden beschriebenen Lendenarterien. Nun ist es wohl möglich, daß die Wand deshalb dicker erscheint, weil die reichlich vorhandenen Muskelzellen das Gefäß postmortal stark kontrahieren, so daß es anscheinend für sein dadurch verringertes Kaliber eine relativ dickere Wand erhält. Neben der kräftig muskulösen Media an sich springt der Gehalt der Samenarterien an elastischen Fasern und besonders der Reichtum der Adventitia an denselben ins Auge. Ich glaube deshalb nicht fehl zu gehen, wenn ich diesen Bau der inneren Samenarterien in Verbindung mit der physiologischen Funktion der von ihnen versorgten Organe, Uterus und Ovarien, bringe. Zur Zeit der Menstruation und Gravidität erfordern jene Gefäßbezirke eine weit stärkere Blutversorgung als sonst, und wir sehen deshalb auch das Gefäß in seinem Bau hierauf vorbereitet. Während es für gewöhnlich nur als nutritives Gefäß vorhanden ist, dient es dann gewissermaßen auch als funktionelles. Da seine Wand bereits das für eine Erweiterung erforderliche Baumaterial besitzt, ist sie sowohl erweiterungsfähig wie geeignet, einen höheren Blutdruck auszuhalten.

6) Die

Aa. lumbales

sind sehr einfach gebaut. Von der 0,4—0,6 mm betragenden Wandstärke nimmt die Media etwa $^3/_4$ — $^5/_6$ ein und die Adventitia den Rest, da die Intima keine selbständig hervortretende Schicht darstellt. Die ganze Wand rundum annähernd gleich dick. Von der Intima sind nur an einzelnen Stellen kleine, leistenförmige Hervorragungen als Reste einer Längsfaserschicht bemerkbar. Die Tun. elast. int. ist deutlich entwickelt und manchmal in zwei Blätter gespalten. Ihre Falten sind fein und eng. Rein muskulösen Typus weist die Media auf, an welcher sonst nichts Bemerkenswertes in Erscheinung tritt. Obgleich eine Tun. elast. ext. fehlt, hebt sich die Adventitia mit ihren

mittelstarken in 5—8 Platten geordneten, elastischen Längsfasern gut ab. Glatte Muskelzellen sind nur in geringer Anzahl und zwar in der Längsrichtung vorhanden.

Die Aa. lumbales repräsentieren also den muskulösen Typus ohne erwähnenswerte Besonderheiten.

Anhangsweise möchte ich hier eine kurze Schilderung der

A. pulmonalis

anfügen. Sie stellt eine große Arterie dar, deren Wand rundum ungleich stark ist und durchschnittlich etwa 3—4 mm mißt. Die Lichtenweite des Gefäßes ist dabei dieselbe wie beim Trunc. aortic.

Die Intima (ca. $^1/_4$ der Wanddicke) besteht nur aus der Längsfaserschicht und diese wieder besitzt neben wenig Bindegewebe eine reichliche Menge mittelstarker, elastischer Längsfasern, welche ziemlich gleichmäßig über die Intima verteilt sind. Muskelfasern kommen dazwischen in der Längsrichtung vor. Die innere Grenze der Intima ist fast glatt. Die äußere wird dadurch verwischt, daß die Längsfasern sich mit den Kreisfasern der Media mischen und solchergestalt eine Uebergangszone bilden. Die Tun. elast. int. fehlt. Die Media baut sich aus 40—50 kräftigen, gleichmäßig verteilten, elastischen Lamellen auf. Die Richtung sowohl der elastischen wie der lagenweise dazwischen liegenden muskulösen Elemente ist keine rein zirkuläre, selbst nicht gegen die Peripherie hin. Sie ist vielmehr eine schräge, vielleicht spiralige. Es scheint, als ob die zwischen den elastischen Fasern befindlichen und mit Muskulatur und Bindegewebe ausgefüllten Schichten breiter wären als in ähnlichen Arterien des Körperkreislaufes. Die Tun. elast. ext. fehlt. Von der Adventitia sind nur unbedeutende Bindegewebszüge bemerkbar.

Die A. pulmonalis stellt damit eine große Arterie von echt elastischem Typus dar. Interessant ist es, ihre Wanddicke (3—4 mm) mit derjenigen der Aorta (7—10 mm) zu vergleichen. Beide Gefäße empfangen die gleiche Blutmenge unmittelbar vom Herzen. Es ist einleuchtend, daß die Wanddifferenzen Folgezustände der gewaltigen Druckunterschiede bei der Arbeit des linken und rechten Herzens und der ganz verschiedenen Arbeitsleistung beider Gefäße sind.

Zusammenfassung.

Bei einer zusammenfassenden Betrachtung der vorstehenden histologischen Ergebnisse muß ich vorausschicken, daß vom kinderarmstarken Trunc. aortic. distalwärts Arterien beinahe jeder Größe bis herab zu etwa 1 mm Totaldurchmesser zur Untersuchung gekommen sind. Die erhaltenen Bilder sind dementsprechend sehr vielfältig.

Eine Trennung der einzelnen Schichten der Gefäßwand ist in der Regel nur in kleinen und mittleren Arterien möglich, in sehr großen hingegen nicht immer, insbesondere sind Intima und Media bei letzteren sehr häufig nicht zu sondern, während die Adventitia in großen Arterien oft sogar ganz fehlt. Deshalb sind bei diesen Arterien die Grenzen, in welchen sich die Dimensionen der einzelnen Wandschichten bewegen, vielfach nur mangelhaft anzugeben. Jedoch kann man wohl sagen, daß die Media, abgesehen von den feinsten Arterien, stets die Hauptmasse der Gefäßwand ausmacht, ferner, daß der Durchmesser der Intima mit dem Gefäßkaliber abnimmt, und die Dicke der Adventitia dabei wächst. Die untere Intimagrenze dürfte $^1/_{30}$—$^1/_{40}$ der Wanddicke betragen. Die obere Adventitiagrenze hingegen macht einen viel größeren Bruchteil aus. In der A. thorac. int. fand ich sie von halber Dicke der Gefäßwand, und die stärkste Adventitia überhaupt sah ich bei der A. axill., wo sie in einem Falle den sechsfachen Durchmesser der Media besaß (Fig. 18).

Was nun die einzelnen Wandschichten der untersuchten Gefäße selbst anbetrifft, so dürfte die

Intima

in ihrem Aufbau die wechselvollsten Bilder geliefert haben (Fig. 1—5 u. 7—9), und das kann eigentlich nicht auffallen. Abgesehen davon, daß schon normalerweise die Intima verschiedener Gefäße große Schwankungen betr. Stärke und Aufbau aufweist, worüber die reichlich vorhandene Literatur, insbesondere die Arbeiten Baums und seiner Schüler Aufschluß geben, ist sie auch diejenige Schicht, welche vor allen anderen am leichtesten und umfangreichsten auf pathogene Reize reagiert und die Einflüsse des Alters zeigt. v. Ebner bemerkt deshalb, daß man kaum andere als Gefäße des frühesten Lebensalters zum Studium normaler Zustände benutzen könne.

Die Punkte, in welchen die Intima in besonders hohem Maße Verschiedenheiten zeigt, sind das Aussehen ihrer inneren Be-

grenzung (Fig. 7—9), sowie Art und Grad der Entwickelung des bindegewebigen und des elastischen Anteils ihrer Längsfaserschicht oder der Längsfaserschicht überhaupt.

Die Bilder, welche man hierbei gewinnt, sind nicht nur bei verschiedenen Pferden verschieden, sondern sie sind auch innerhalb desselben Gefäßes dem Wechsel unterworfen, wie man an Serienschnitten sehen kann. Ich hatte selbst Gelegenheit, Verdickungen der Intima am Boden der Bauchaorta zu beobachten, welche am Dach desselben Querschnittes fehlten. Wenn aber die innere Intimabegrenzung und die Dicke der Intima sich in gewissen Gefäßen so häufig und hochgradig auf kurzen Strecken verändern, so möchte ich daraus schließen, daß alle vom Durchschnittsaussehen abweichenden Bilder überhaupt keine normalen Zustände darstellen, und da eine postmortale Entstehung dieser Gebilde ausgeschlossen ist, so bleibt nur übrig anzunehmen, daß sie entweder pathologischer Natur oder Folgen des Alters sind. Nun waren zwar die meisten der von mir untersuchten Pferde in höheren Lebensaltern. Wenn man jedoch die Differenzen an den Intimae lediglich als Alterserscheinungen ansprechen soll, so steht dem entgegen, daß erstens nur verhältnismäßig wenige Gefäße wirklich hochgradige Veränderungen dieser Art zeigen und zweitens, daß solche Gefäße eigentlich nur im Bezirke der Bauchaorta vorkommen. Ferner fällt auf, daß die stärksten Veränderungen in der A. mesent. cran. auftreten, und daß sie von hier sowohl distal in deren Aeste, als auch proximal in die Aorta abdom. bis zum Zwerchfell und bis zur Beckenteilung und in die A. coeliaca und A. mesent. caud. mit deren Aesten, sowie auch in die Aa. renales ausstrahlen, dabei aber zuweilen an Intensität abnehmen. Es liegt darnach wohl näher eine pathologische Ursache der Intimabildungen anzunehmen als den Einfluß des Alters in den Vordergrund zu bringen. Wenn ich auch diesen von vielen Autoren hervorgehobenen Einfluß durchaus nicht leugnen oder ausschließen will, so erscheinen mir doch hier die so außerordentlich häufigen, entzündlichen Veränderungen der vorderen Gekrösarterie, welche durch Strongyliden hervorgerufen werden, mit ihren Ausstrahlungen auf das Gebiet der Bauchaorta als wahrscheinlichere Ursache für die eigentümlichen Intimabildungen, wenigstens für die hochgradigen.

In der Literatur sind ähnliche Angiiten wie sie infolge Gegenwart des Strongylus bidentatus in der A. mesent. cran. selbst vorkommen, auch bei deren Nachbargefäßen beschrieben, und über die Art ihrer Entstehung findet man bemerkt, daß der entzündliche Prozeß entweder von der erkrankten A. mesent. cran. ausgestrahlt ist, oder aber daß die Würmer selbst sich in anderen Gefäßen, wie z. B. in der A. coeliaca festsetzten. Arteriiten überhaupt findet man bei den hier in Frage kommenden Arterien beschrieben in der Brust- und Bauchaorta, den Gekrös-, Nieren- und Lendenarterien, ferner bei der A. vertebr., axill. und carotis. Als Ursachen sind bekannt außer „Traumen im weitesten Sinne, Parasiten tierischer

und pflanzlicher Natur, Muskelrheumatismus, Erysipel, Pneumonie, Uterinalleiden, Reibung des Blutes an Gefäßbiegungen und -teilungen, allgemeine Asthenie und Alter". Nimmt man das Alter als Ursache an, so ist zu bedenken, daß es eben manche der vorher genannten Ursachen im Gefolge hat.

Da alle Veränderungen der Intima, sei es durch pathologische Vorgänge, sei es als Folge des Alters, auf eine Verdickung oder Faltenbildung derselben hinauslaufen, so trifft man wohl das Richtige, wenn man von einer in Bezug auf die Intima verschiedengradig entwickelten Gefäßstrecke die schmalste Stelle als die normale ansieht. Unter Berücksichtigung dieses Punktes, durch Studium des ganzen Gefäßes und durch Untersuchung der Gefäße vieler Pferde ergaben sich die folgenden Resultate.

In manchen Gefäßen kann man von einer Intima beinahe nichts anderes nachweisen als eine der Tun. elast. int. anliegende Endothelmembran. Bei anderen ist eine Längsfaserschicht zwischen beide eingeschoben, welche bald leistenförmig oder nur auf einer Seite (Fig. 7), bald rundum in gleicher oder verschiedener Stärke auftritt (Fig. 8). Schließlich begegnet man hohen warzigen Erhabenheiten an der Oberfläche der Intima (Fig. 9).

Hinsichtlich ihres Baues erweist sich die Intima entweder nur als einfache Bindegewebslage mit mehr oder weniger zahlreichen Bindegewebs- und Muskelzellen ausgestattet, oder man erblickt inmitten dieser Masse außerdem feine oder gröbere, längsverlaufende, elastische Fasern in verschiedener Menge und Anordnung. Sind die Fasern sehr stark, so erscheinen sie auf dem Querschnitt als Körnchen, so daß Baum-Thienel die Längsfaserschicht treffend als Körnchenschicht bezeichnen konnten. Diese elastischen Längsfasern können nun einzeln liegen; sie sind stellenweise aber auch so eng aneinander gedrängt, daß sie geradezu Lamellen oder gefensterte Membranen bilden, welche auf Querschnitten durch das Gefäß verschiedengradig deutliche, meist mehr oder weniger gewellt verlaufende Linien bilden (Fig. 8). Bei Anwendung stärkerer Vergrößerungen kann man aber meist erkennen, daß diese Linien aus aneinander gereihten Körnchen (den Querschnitten der elastischen Längsfasern) bestehen. Es kommt vor, daß sich diese Lamellen in zwei oder mehrere Lagen spalten oder gar wieder in Fasern auflösen. An den Stellen, wo man ihre Zusammensetzung aus Längsfasern erst mit stärkeren Vergrößerungen erkennen kann, wo sie also dichte Netze darstellen, ähneln sie zuweilen einer Tun. elast. int. außerordentlich, und zweifelsohne entsteht auch diese

Grenzlamelle durch noch engeres Zusammenlagern der elastischen Längsfasern der Längsfaserschicht (s. weiter unten).

In den größten Arterien (Fig. 1) besteht die Längsfaserschicht zum überwiegenden Teile aus elastischen Längsfasern, welche ziemlich dicht liegen und meist mehr oder weniger zu Reihen geordnet sind. Kommt hier eine Platten- oder Lamellenbildung vor, so ist sie undeutlich und die Fasernetze, welche die Platten aufbauen, sind jedenfalls sehr locker. Mit Abnahme des Gefäßlumens rücken die Einzelfasern zusammen (Fig. 2—4), schließlich entweder zu einer Tun. elast. oder zu den geschilderten Lamellen, inmitten der Intima oder subendothelial. Eine deutliche Körnchenschicht haben wir deshalb nur dort, wo die Tun. elast. int. nicht oder nur schwach entwickelt ist.

Bei Beschreibung der glatten Muskelzellen muß vorausgeschickt werden, daß es bekanntlich an sich sehr schwer ist, in jedem Falle das Wesen der vorhandenen Zellen, insbesondere einzeln liegender, am Verhalten ihrer Kerne genau zu erkennen. Dazu kommt, daß die Muskelzellen und mit ihnen ihre Kerne bei weitem nicht sämtlich rein längs oder rein zirkulär, sondern vielfach schräg verlaufen, so daß man ihre typischen Bilder nur selten im Präparat erhält, und zweitens gibt es Elemente anderer als muskulöser Natur, welche Muskelzellen, bezw. -kernen sehr ähneln. Diesen Punkt hebt auch v. Ebner hervor und betont gleichzeitig, daß man bei Beurteilung der Lage von Muskelzellen überhaupt vorsichtig sein müsse, da dieselbe nach seinen Erfahrungen durch postmortale Kontraktionen verändert werde. Wenn nun auch mit Hilfe der modernen Färbemethoden (van Gieson) die Muskelzellen sich besser differenzieren lassen, so bleiben doch noch viele Fälle übrig, wo sich kaum mit Sicherheit entscheiden läßt, ob es sich um vereinzelte, glatte Muskelzellen oder um andere Gewebselemente, z. B. Bindegewebszellen handelt. Nach meinen Befunden kommen in der Intima der Arterien von Brust- und Bauchhöhle glatte Muskelzellen in geringer Zahl vor, welche zwar meist, aber nicht immer längs verlaufen. An Gefäßbiegungen z. B. beobachtet man vielfach schräg verlaufende Fasern.

Zu Studien über das Vorkommen und die Entwickelung der

Tunica elastica interna

habe ich reichlich Gelegenheit gehabt. Hinsichtlich des Vorkommens derselben konnte ich feststellen, daß eine typische Tunica in Form einer scharf begrenzten, auf dem Querschnitt wellig er-

scheinenden Grenzplatte zwischen Intima und Media nur in mittleren und kleinen Arterien auftritt, während sie in den großen und größten fehlt. Dafür kommt in diesen eine deutliche Längsfaserschicht der Intima vor, welche mit der Kaliberabnahme immer schwächer und undeutlicher wird, je deutlicher eine Tunica hervor-

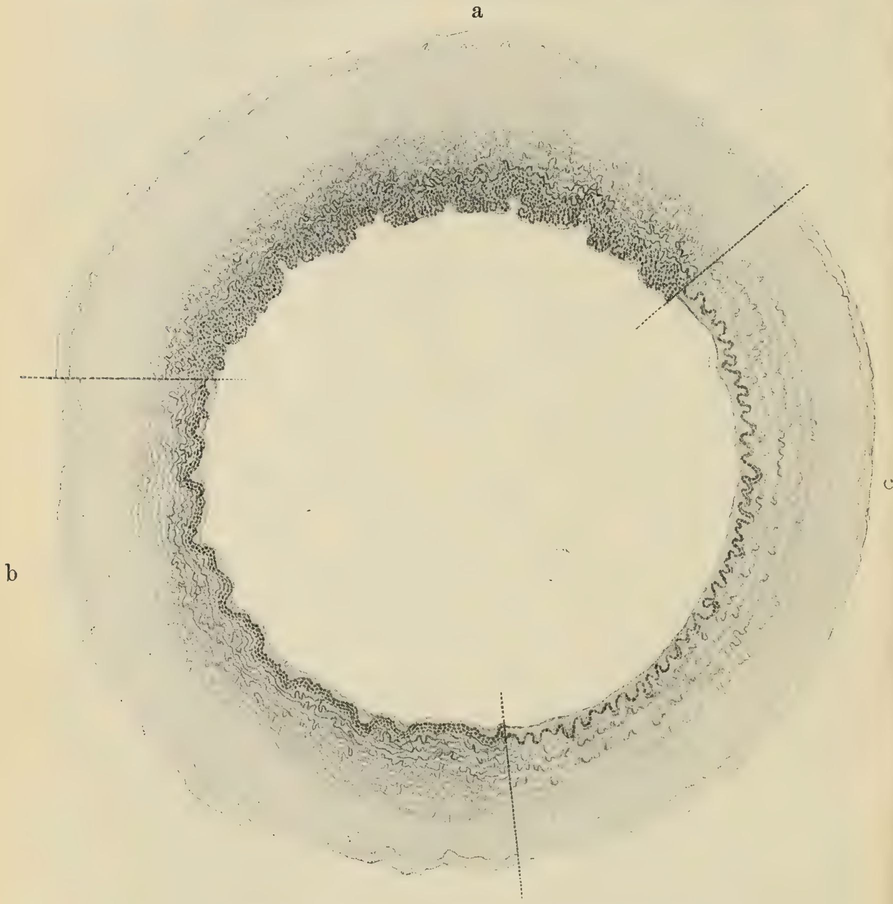


Fig. 2. a vielreihige Längsfaserschicht, b dreireihige Längsfaserschicht, c einreihige Längsfaserschicht, im Uebergang zur Tunica elast. int. begriffen.

tritt. Es besteht also ein antagonistisches Verhältnis (Fig. 1—4) zwischen beiden, und schon dieses deutet darauf hin, daß die Tun. elast. int. durch eine Zusammenlagerung der elastischen Längsfasern der Längsfaserschicht entsteht.

Von den größten zu mittleren und kleinen Gefäßen fortschreitend sah ich die anfangs weit verstreuten Längsfasern

(Fig. 1) allmählich zusammenrücken, und zwar zu einer lockeren vielreihigen Platte (Fig. 2), deren Reihenzahl nach und nach auf 2—3 sinkt (Fig. 3). Schließlich entsteht ein Gebilde, welches bei schwacher Vergrößerung mit großer Deutlichkeit eine Tunica vortäuscht. Bei stärkerer Vergrößerung jedoch ist immer noch die Zusammensetzung aus elastischen Längsfasern erkennbar (Fig. 4), bis endlich eine typische Tunica als wirkliche Membran entstanden ist (Fig. 7—9, s. a. Textabbild.). Umgekehrt kann man aber auch nicht selten beobachten, daß sich solche Grenzplatten wiederum spalten. Wenn Grünstein bei dieser Gelegenheit nur von einer Zweispaltung in eine innere und äußere Lamelle beim Menschen spricht, so kann ich hinzufügen, daß beim Pferde sicher Spaltungen in mehr als zwei Blätter vorkommen (Fig. 5). Ich glaube, diese meine Beobachtungen, daß die elastischen Längsfasern der Intima sich zu einer Lamelle oder zu mehreren und schließlich zur Tun. elast. int. zusammenfügen, als Beweis für die Herkunft und Zugehörigkeit der Tunica zur Intima ansehen zu können, und sie stammt entschieden von Intima- und nicht von Mediaelementen, wie andererseits behauptet wird. Auch die feinen, elastischen Lamellen inmitten der bindegewebigen Längsfaserschicht (Fig. 8) dicker Intimae betrachte ich gewissermaßen als Uebergangsstadien zur Tunica.

An der mechanisch wichtigsten und für den Bau der Gefäße am meisten typischen Schicht, der

Media,

ist beim Vergleich durch das untersuchte Arteriensystem hindurch für unsere Betrachtungen hauptsächlich ihre Dicke und ihr allgemeiner Charakter wichtig.

Die Dickenverhältnisse der Media sind sehr verschieden und bei den einzelnen Gefäßen näher angegeben. Da die Media fast immer die dickste Schicht der Wand bildet, bestimmt sie die Wandstärke überhaupt. Selten aber ist die Media rund um das ganze Gefäß gleich dick, und es kommen beinahe an jedem Gefäßquerschnitt geringfügige Schwankungen des Mediadurchmessers vor. Diese Differenzen gewinnen an Bedeutung für unsere Zwecke, wenn sie auffällig werden und in offensichtlicher Beziehung zur Umgebung des Gefäßes etc. stehen.

Dabei erinnere ich an das bei der Anatomie der Aorta geschilderte Bild derselben im Hiatus aorticus, ferner an die Wandverdünnungen in der A. costocervicalis, A. lienalis, A. iliaca, in

den Colonarterien etc. (Die Lesarten über das Zustandekommen dieser Wanddifferenzen s. S. 324).

Den allgemeinen Charakter der Media der von mir untersuchten Gefäße schilderte ich bei deren Einzelbeschreibung. An dieser Stelle interessiert nun der Uebergang von einem Bautypus zum andern. Derselbe erfolgt bei verschiedenem Gefäßquerschnitt und in ganz verschiedener Entfernung vom Herzen. Bald sehen wir, daß Gefäße bei Abgabe großer Aeste den muskulösen Charakter gewinnen, wie in der Aorta abdom., bald bleibt das Stammgefäß selbst elastisch, und der Ast wird sofort beim Abbiegen muskulös, wie bei der A. thoracic. int., bald stellen Umbiegungen und Richtungsänderungen die Grenzen beider Typen dar, wie in der A. intercostal.

Wenn nun auch manchmal mit den genannten Umständen zufällig eine Kaliberverminderung des Gefäßes zusammentreffen mag, so sind doch als Hauptfaktoren für den Typuswechsel Hindernisse und Störungen für den Blutlauf besonders in Gestalt von Gefäßab- und -umbiegungen, sowie Richtungsänderungen, insbesondere Uebergang aus der Horizontal- in die Vertikalrichtung und Wechsel im Auf- und Abstieg in der Vertikalebene ersichtlich geworden. An jedem Grenzpunkte des elastischen Typus war ein derartiger Faktor zu finden, welcher die Druckwelle des Blutes minderte und dadurch das Eingreifen aktiver Kraft seitens der Gefäßwand notwendig machte.

Hinsichtlich der Art und Weise, in welcher sich der Uebergang von einem zum anderen Typus vollzieht, ließ sich folgendes festlegen. Bei den großen, echt elastischen Gefäßen, z. B. der Brustaorta, sehen wir die ganze Masse der Media von elastischen Kreisfasern durchsetzt, welche zum größten Teile in ziemlich dicht gefügten Platten liegen und also gewissermaßen ineinander steckende Röhrenlamellen darstellen. Die Zwischenräume sind mit Bindegewebe und 1—2, höchstens 3 Lagen glatter Muskelzellen angefüllt. Kommt man nun in die Gegend, wo das Gefäß seinen elastischen Typus ablegt, so rücken die elastischen Lamellen um Platz für die Muskulatur zu machen auseinander und werden selbst schwächer. Selten geschieht dieses Auseinanderrücken gleichmäßig. Vielfach erfolgt es nur an einzelnen Stellen der Gefäßwand, insel- oder ringförmig, bald mehr nach innen, bald mehr nach außen. Ueber den Ort der anfänglichen Einlagerung der Muskelzellen in die Media kann man kaum eine Regel aufstellen, denn ich habe an Serienschnitten gesehen, daß die Ansiedlung der

Muskelzellen bald in den inneren, bald in den äußeren Schichten erfolgt, und ich glaube deshalb Grund zu der Annahme zu haben, daß dies weder Bedeutung hat, noch im ganzen Gefäße, geschweige denn bei verschiedenen Tieren gleichmäßig geschieht.

Die Strecke, auf der sich der Uebergang von einem zum anderen Typus vollzieht, ist verschieden lang, je nach der Art und Weise wie die den Typuswechsel bestimmende Ursache wirkt. Sie ist kurz, wenn die Ursache plötzlich wirkt, wie an der Gefäßumbiegung in der A. intercost., sie ist dagegen lang, wenn dies allmählich geschieht, wie z. B. gelegentlich der Abnahme des Blutdrucks in der A. cervical. prof.

Eine günstige Gelegenheit zur Beobachtung des Ueberganges von einem Typus zum anderen bietet die Aorta abdom. (Fig. 11 und 12) in ihrem Verlaufe. Die Einlagerung der Muskulatur beginnt hier am Anfang der A. coeliaca und der beiden Gekrösarterien.

Was die Richtung der Bauelemente der Media sowohl derjenigen elastischer wie muskulöser Natur anbetrifft, so herrscht im großen und ganzen die Kreisrichtung vor. An Gefäßkrümmungen und Gefäßabzweigungen treten jedoch in demselben Querschnitt Kreis-, Schräg- und Längsfasern nebeneinander auf und machen das Bild kompliziert. Als hervorragende Beispiele dafür gelten die Aorta desc. im Arcus aortae und noch mehr die A. subclav. sin. In ersterer mischen sich zu den reinen Kreisfasern der Media solche schräger Richtung und bei der fehlenden Abgrenzung gegen Intima und Adventitia auch die Fasern longitudinalen Verlaufes aus diesen Schichten bei. In letzterer, der A. subclav. sin., zweigen sich unmittelbar nebeneinander eine ganze Menge Aeste ab. Bei dieser Gelegenheit gehen Wandbestandteile vom Stamm- auf das Zweiggefäß über, und da sich dieser Uebergang nicht ohne Richtungsänderung ermöglichen läßt, sehen wir an Gefäßabgängen oft ein wirres Durcheinander von Fasern. Vielfach werden bei solchen Uebergängen vom Stamm- zum Zweiggefäß die Kreisfasern des ersteren zu Längsfasern des letzteren und umgekehrt.

Aber auch die Faserelemente, welche von einer Schicht in eine andere, z. B. von der Media zur Adventitia treten, müssen bei diesem Uebertritt und dem damit verbundenen Uebergang von der Kreis- zur Längsrichtung an einer gewissen Stelle als Schrägfasern erscheinen.

Uebrigens illustriert die Möglichkeit dieses Uebertritts nebenbei ohne weiteres den Mangel einer Tun. elast. ext. an der betr. Stelle. Wäre diese als trennende Membran vorhanden, so könnte der Uebertritt nicht stattfinden.

Eine Tunica elastica externa

fehlt in den Arterien des Pferdes. Es findet, wie bemerkt, häufig ein Uebergang von Mediafasern in die Adventitia statt. Die bei manchen Arterien scheinbar vorhandene Tunica läßt sich bei näherem Zusehen als Kreisfaserlamelle der Media diagnostizieren, welche zufällig und einzeln von den anderen ab- und an die Peripherie herangedrängt worden ist. Gegen das Wesen einer solchen Membran als Tunica spricht aber vor allem ihr Aufbau aus Kreisfasern und ihre häufig unvollkommene Entwickelung.

Zwischen den elastischen Fasern der Längsfaserschicht der Intima einerseits und der Tun. elast. int. andererseits (Fig. 1—4) besteht mit Sicherheit ein antagonistisches Verhältnis, und die Tunica ist nur bei mangelhafter Entwickelung der elastischen Fasern gut ausgeprägt. In Bezug auf die Tun. elast. ext. würde beim vorauszusetzenden Bestehen eines ähnlichen Antagonismus in analoger Weise der Entwickelungsgrad der elastischen Fasern der Adventitia in Frage kommen. Da nun bei den von mir untersuchten Gefäßen die Adventitia, abgesehen von den wenigen Fällen, wo sie ganz fehlte, reich an elastischen Fasern ist, dürfte der Mangel der Tun. elast. ext. schon aus Rücksicht auf diesen Antagonismus erklärlich sein.

Die Adventitia

ist in den großen und freiliegenden Gefäßen nur sehr wenig entwickelt, zeigt dafür aber in den kleineren um so beträchtlichere Dimensionen. Ihr Durchschnittsmaß dürfte $^1/_5$ der Wandstärke betragen. Doch gibt es auch weit dickere Adventitien (Fig. 18).

Die Abgrenzung der Adventitia gegen die Media hin ist trotz fehlender Tun. elast. ext. meist sehr deutlich, da sich ihre Längsfasern gut von den Kreisfasern der Media abheben. An den Stellen, wo Fasern von einer Schicht zur anderen gehen, ist die Grenze natürlich verwischt.

Die Adventitia besteht aus Bindegewebe, das vielfach sogar in reichlichen Mengen vorhanden ist, und in welches fast immer elastische Fasern verschiedener Dicke eingelagert sind. Die Stärke derselben nimmt mit Abnahme des Gefäßkalibers zu und in den Arterien des muskulösen Typus sind sie sogar stärker als die Mediafasern. Dabei sind sie daselbst in reichlicherer Menge vorhanden, als in Gefäßen des elastischen Typus, so daß man mit Recht von einem Antagonismus der elastischen Adventitia- und Mediafasern reden kann.

Geht mit der Abnahme des Gefäßkalibers eine Abnahme der elastischen Elemente der Media einher, so wird dafür die Adventitia breiter und reichlicher mit elastischen Fasern ausgestattet. Enthält

aber die Media eines kleinen Gefäßes, wie der aufsteigende Ast der A. intercost., ausnahmsweise noch viele elastische Fasern, so ist die Adventitia entweder verhältnismäßig schmal, oder aber sie ist bei gewöhnlicher Breite wenigstens relativ arm an elastischen Elementen, und ihre Breite wird dann meist durch bindegewebige Einlagerungen bedingt.

Die Lagerung der elastischen Adventitiafasern geschieht zumeist in der Längsrichtung und zwar häufig, ohne daß sich aber eine Regel darüber aufstellen ließe, in lockeren Röhrenlamellen, deren Querschnitte mehr oder weniger gewellt sind. Es kommen jedoch auch Adventitien zur Untersuchung, welche die Längsfasern ungeordnet neben und übereinander gedrängt zeigen. Gerade in der Adventitia findet man auch sehr häufig andere Faserrichtung als die longitudinale und zwar sind dann Schräg- bezw. Spiralfasern entweder regellos unter die Längsfasern gemischt, oder sie bilden eigene Schichten. Das Vorkommen von Schrägfasern ergibt sich auch, wie bemerkt, aus dem beobachteten Uebertreten von Mediafasern, welche allmählich von ihrer Kreis- in die Längsrichtung übergehen und dabei den Schrägverlauf durchmachen müssen.

Bei den Muskelfasern, hinsichtlich deren Lagerung und Richtung dieselben Verhältnisse bestehen, beweist dieses Uebertreten schon theoretisch das Vorkommen von glatten Muskelzellen in der Adventitia, was Stöhr nur von Tieren erwähnt. Denn wenn bei Arterien beider Typen Muskelzellen von der Media in die Adventitia überstrahlen, so ist es natürlich, wenn man sie dort auch frei vorfindet. Ich sah solche Muskelzellen bei allen Arterien, welche eine einigermaßen entwickelte Adventitia besitzen.

Wenn ich nun die Arterien der Brust- und Bauchhöhle zum Schluß daraufhin übersehe, ob aus ihrem Aufbau eine Anpassung an die innerhalb und außerhalb des Gefäßes waltenden, mechanischen Verhältnisse und an die jeweilige physiologische Funktion zu erkennen ist, so bietet sich eine reiche Menge von Gesichtspunkten, welche gegen die Ranviersche Theorie sprechen. Daß eine solche Anpassung überhaupt stattfindet, ist zweifellos und wird eigentlich durch das Vorhandensein der beiden Bautypen allein schon bewiesen. An gewissen Stellen vermag eben das Gefäß seiner Aufgabe lediglich mit Hilfe seiner elastischen Elemente gerecht zu werden, an anderen müssen Muskeln mitarbeiten. Dort, wo der Typuswechsel sich vollzieht, werden notwendigerweise auch die Umstände, welche die Anpassung diktieren, eine Veränderung erfahren haben.

Ersichtlich wird die Anpassung im Gefäßsystem nicht nur aus der Bauart der Wand, sondern auch aus ihrer wechselnden Stärke. Aenderungen hierin erstrecken sich teils auf die Gesamtwand in der ganzen Rundung oder an einzelnen Stellen, teils betreffen sie nur eine gewisse Schicht.

Als einer der wichtigsten Faktoren wirkt für die **Anpassung der Arterie der Blutdruck.** Soweit wie der vom Herzen herrührende Druck ausreichend zur Blutbewegung ist, besitzen die Arterien nur relativ wenige, selbständig das Gefäß kontrahierende, muskulöse Elemente, sie zeigen also den elastischen Typus. Läßt der Druck nach, so stellen sich alsbald die aktiv tätigen Muskelzellen ein, und das Gefäß erhält mehr oder weniger schnell muskulösen Charakter. Der Nachlaß des Blutdruckes kann Gründe zweierlei Art haben. Er kann an und für sich wegen großer Entfernung vom Herzen abnehmen, oder es können sich Hindernisse für die Blutbewegung einstellen, wie Gefäßumbiegungen und -abzweigungen. Letztere sind von besonderem Einfluß, wenn die Richtung des Astes stark von der des Stammgefäßes abweicht.

Die erstgenannten Bedingungen liegen im allgemeinen bei allen kleinen Gefäßen vor und ebenso bei allen Bauchgefäßen. Als Beispiel für den Einfluß der Abzweigung und des Richtungswechsels mag die muskulöse Beschaffenheit der Zweige der A. thorac. int. gegenüber dem elastischen Charakter des Stammgefäßes selbst gelten. In der A. intercost. hingegen vollzieht sich der Typuswechsel erst an der Umbiegungsstelle an der Wirbelsäule, aber noch nicht an der Abzweigungsstelle. Der aufsteigende Ast hat hier nicht muskulösen Charakter wie im vorigen Falle, denn er steht beinahe unter Aortendruck. Erst nach der Umbiegung sind anscheinend trotz abwärts gerichteten Blutlaufes die Widerstände so groß geworden, daß die Wand Muskulatur braucht.

Gerade an dieser Stelle möchte ich aber den Hinweis darauf nicht unterlassen, daß der Zusammenhang zwischen Blutdruckabnahme und Typuswechsel nicht in allen Fällen derart einfach erklärbar sein wird. Ganz gleichmäßig tritt der Typuswechsel schon bei derselben Tierart nicht ein, noch viel weniger aber bei verschiedenen Tierarten. Sicherlich kommt dabei neben Gründen individueller Natur auch ein Zusammen- oder Mitwirken anderer Faktoren ebenfalls zur Geltung.

Ein zweites nicht minder wichtiges Moment beim Aufbau der Gefäßwand ist die **Anpassung derselben an die Umgebung.** Was diesen Punkt betrifft, so haben bereits Baum und seine Schüler nachgewiesen, daß dem Knochen anliegende Arterien Wandverdünnungen an der Anlagerungsstelle zeigen. Ich selbst hatte Gelegenheit, Beispiele sowohl für Wanddifferenzen infolge der Nachbarschaft von Knochen als auch anderer Organe zu beobachten.

Zunächst weise ich nochmals auf das auffällige Verhalten der Aorta desc. im Hiatus aortic. hin, welches bereits bei Betrachtung mit bloßem Auge sichtbar ist (s Abbild. S. 323). Die am Ursprung 7 mm starke Wand der Aorta ist im Zwerchfellsschlitz am Boden 2,5 mm und am Dach gar nur noch 1 mm stark. Diese eminente Verdünnung der Wand bedeutet aber jedenfalls keine Gefahr, denn die Widerstandsfähigkeit der Arterie wird durch die unmittelbar anliegenden Wirbel eher erhöht als gemindert. Der Organismus verfuhr sparsam, als er die Wand nicht stärker werden ließ, da ihre etwaige Minderleistung vom Knochen ergänzt wird.

Aehnliche Verminderungen der Wanddicke kommen vor in der A. thorac. int. und der A. epigastr. cran. (Fig. 16 u. 17) dort, wo diese Gefäße dem Brustbein anliegen. Desgleichen sind hier zu nennen die Verdünnung der Wand an der Luftröhrenseite der A. costocerv., an der Milzseite der A. lienal., an der Magenseite der Magenarterien und an der Darmseite der Hüft- und Dickdarmarterien.

Nächst den im Blutdruck und in den mechanischen Verhältnissen in der Umgebung des Gefäßes gegebenen Faktoren für den Gefäßbau läßt sich aus der Histologie der Arterie aber auch noch eine **Anpassung an gewisse, dem Einzelgefäß zufallende Sonderaufgaben** herauslesen. Der Vielseitigkeit der letzteren entsprechend sind auch die entstandenen Bilder verschieden. Hierbei verweise ich auf die A. axillaris, A. spermatica etc.

Schlußsätze.

Die wichtigsten Ergebnisse meiner Untersuchungen sind in kurzen Worten etwa folgende:

1) Die Wanddicke der Aorta desc. des Pferdes nimmt während des Verlaufs in der Brusthöhle stetig ab und darauf in der Bauchhöhle wieder etwas zu. Während sich die dickste Wandstelle naturgemäß im Trunc. aortic. befindet, liegt die dünnste innerhalb des Hiatus aortic. des Zwerchfells, und zwar ist hier die dorsale Wand des Gefäßes schwächer als die ventrale. In der Bauchhöhle gleicht sich die letztgenannte Differenz wieder aus und die durchschnittliche Wandstärke wächst sogar noch etwas. Setzt man die Dicke der dorsalen Aortenwand im Zwerchfellsschlitz gleich 1, so würde für die ventrale Wand daselbst $2^1/_2$, für die Wanddicke im Aortenanfang 7 und für die am Ende 3 zu setzen sein.

2) In den großen Gefäßen der Brust- und Bauchhöhle sind die einzelnen Schichten der Gefäßwand wegen inniger Verschmelzung

ihrer Bauelemente nicht scharf zu trennen. Im allgemeinen gilt, daß die Grenzen der Gefäßschichten um so verwischter sind, je ausgeprägter elastisch der Typus ist.

3) In mittleren Gefäßen wird die Trennung der Intima von der Media deutlich, auch wenn keine Tun. elast. int. vorhanden ist.

4) Die Tun. elast. int. fehlt großen Gefäßen immer, bei mittleren ist sie manchmal unvollkommen entwickelt, bei kleinen Gefäßen findet man sie stets gut ausgeprägt.

5) Die Tun. elast. int. ist ein Bestandteil, wenigstens ein Abkömmling der Intima. Sie entsteht durch Zusammenrücken von Längsfasern der Intima (Fig. 1—4).

6) Die Entwickelung der Tun. elast. int. steht im antagonistischen Verhältnis zu derjenigen der Längsfaserschicht der Intima. Eine deutliche Längsfaser- (Körnchen-)schicht ist nur dort vorhanden, wo die Tunica nicht oder nur schwach entwickelt ist.

7) Die Tun. elast. ext. fehlt beim Pferde.

8) Die Adventitia fehlt den größten Gefäßen oder ist nur gering entwickelt.

9) Die Entwicklung der elastischen Fasern der Adventitia steht im antagonistischen Verhältnis zu derjenigen der elastischen Fasern der Media, d. h. Gefäße mit ausgeprägt muskulösem Typus haben reichlich entwickelte, elastische Fasern in der Adventitia.

10) Eine Trennung der Adventitia von der Media ist in großen Gefäßen unmöglich und auch in kleinen nicht immer scharf, da hier sehr häufig ein gegenseitiger Austausch beträchtlicher Mengen der aufbauenden Elemente statthat.

11) Von den Arterien der Brust- und Bauchhöhle tragen den sog. elastischen Typus: Trunc. aortic., Trunc. brachioceph. com., A. subclav. sin., A. anonyma, A. costocervic., der Anfangsteil der A. cervic. prof., A. vertebral., A. thorac. int. bis zum Zwerchfell, Trunc. omocervic., A. axillaris, Aorta thorac., die aufsteigenden Teile der Aa. intercostales (Fig. 13) und der Anfang, bezw. die dorsale Wand des Anfangsstückes der Aorta abdomin. (Fig. 11), sowie endlich die A. pulmonalis.

12) Muskulösen Typus findet man bei den Arterien der Brust- und Bauchhöhle im distalen Teil der A. cervic. prof., der A. epigastric. cran., A. pericardiacophrenica, A. musculophrenica, A. cervic. ascend., A. transversa scap., A. thorac. lat., den absteigenden Teilen der Aa. intercostales (Fig. 14), der ventralen Partie und dem Endstück der Aorta abdomin. (Fig. 12) und in sämtlichen Aesten der Bauchaorta.

13) Der Uebergang vom elastischen zum muskulösen Typus findet also statt: bei der Aorta im Verlaufe der Bauchaorta, bei den Intercostalarterien an der Umbiegungsstelle an der Wirbelsäule, bei den Aesten der A. thorac. int., denen des Trunc. omocervic. und bei der A. thorac. lat. am Ursprung, bei der A. epigastric. cran. ungefähr am Zwerchfell und bei der A. cervic. prof. etwa in der Mitte ihres Verlaufs.

14) Die Bauart der Arterien von Brust- und Bauchhöhle steht in unmittelbarem Zusammenhange mit dem Blutdruck, den mechanischen Verhältnissen der Umgebung und der physiologischen Aufgabe des Gefäßes.

15) Eine Anpassung der Arterien an den Blutdruck, und zwar hauptsächlich an dessen Abnahme ist zu erblicken:

1. in der Abnahme der Wanddicke. Es verhält sich z. B. die Wand des Aortenstammes am Anfang einerseits zu der am Beckenende und zu der der A. pulmonalis andererseits etwa wie 7:3;

2. im Auftreten des muskulösen Typus. Derselbe stellt sich ein:

a) bei größerer Entfernung vom Herzen, z. B. im allgemeinen in kleinen Arterien und im Gebiete der Bauchaorta;

b) beim Auftreten von Hindernissen für den Blutlauf. Solche Hindernisse sind unter anderem Gefäßabzweigungen und Richtungsänderungen (z. B. bei den Aesten der A. thorac. int.), sowie Gefäßumbiegungen (z. B. bei den Aa. intercost.).

16) Eine Anpassung der Arterien an die mechanischen Verhältnisse ihrer Umgebung ergibt sich aus den Wandverdünnungen der Aorta im Zwerchfellsschlitz (s. S. 323),

besonders an der dem Knochen anliegenden Seite des Gefäßes, sowie an der Knochenseite der A. thorac. int. und der A. epigastric. cran. (Fig. 16 und 17), der Luftröhrenseite der A. costocerv., der Milzseite der A. lienal., der Magenseite der Magenarterien etc. Auch bei Dickdarmarterien kommt es vor, daß die dem Darm anliegende Wand dünner ist (Fig. 15), während Dünndarmarterien immer rundum gleiche Wanddicke besitzen.

17) Eine Anpassung der Arterien an ihre physiologische Funktion, an Sonderaufgaben oder Sonderverhältnisse liegt vor z. B.

bei der Aorta abdomin., insofern als sich am Abgang ihrer großen Aeste Muskelbündel einfinden, wo sie vielleicht das Zurückströmen von Blut aus diesen verhüten sollen;

bei der A. mesent. cran., insofern als die elastischen Randfasern der Media in der Längs-, Spiral-, bezw. Schräg- und Kreisrichtung dicht durcheinander verlaufen und dadurch das Gefäß bei seiner Aufgabe unterstützen, große Darmpartien zu tragen (Fig. 10);

bei der A. axillar., insofern als ihre außerordentlich starke Adventitia das Gefäß bei seinem Uebertritt vom Brustkorb zum Schenkel festzulegen vermag (Fig. 18);

bei der A. spermat. int., insofern als ihre kräftig muskulöse, dicke Wand vorbereitet ist, bei Gravidität und Menstruation periodisch größere Blutmengen zu transportieren (Fig. 6);

bei der A. vertebr., insofern als der durchgehends elastische Charakter der Arterie einerseits den ausgiebigen Bewegungen des Pferdehalses (Reissinger) Rechnung trägt, und andererseits das Ausbleiben muskulöser Elemente den Einfluß der Anastomose mit der A. occipital. beweist.

Literatur.

Bardeleben, Ueber den Bau der Arterienwand. Sitzungsber. der Jenaer Gesellsch. f. Med. u. Naturwissensch. v. 10. Mai 1878. Jen. Zeitsch. f. Naturwiss., 1879.

Baum-Thienel, Ueber Besonderheiten im Bau der Blutgefäße. Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entwickelungsgesch., Bd. LXIII.

Thienel, Vergl. Untersuchungen über den mikrosk. Bau der Blutgefäße der Schultergliedmaße etc. In.-Diss. Bern, 1902.

Busse, Vergl. Untersuchungen über den mikrosk. Bau der arteriellen Blutgefäße des Beckens und der Beckengliedmaße etc. In.-Diss. Zürich, 1903.

Reissinger, Vergl. Untersuchungen über den mikrosk. Bau der arteriellen Blutgefäße des Kopfes und Halses der Haussäugetiere. In.-Diss. Bern, 1904.

Sussdorf, Der Zirkulationsapparat. Vergl. Histol. d. Haussäugetiere von Ellenberger.

Ellenberger-Günther, Grundriß der vergl. Histol. der Haussäugetiere, 1901.

Ellenberger-Baum, Topogr. Anat. des Pferdes, Bd. II u. III.

Henle, Allgemeine Anatomie.

Stöhr, Lehrb. der Histologie, 7. Aufl.

Köllicker, Handb. der Gewebelehre des Menschen.

Szymonowicz, L., Lehrb. der Histol. und der mikrosk. Anat. Lemberg 1901.

Ranvier, Le système vasculaire. Journ. de Micrographie, Année XV, No. 10—11; Année XVI, No. 1, 2 et 5.

— Recherches microscopiques sur la contractilité des vaisseaux sanguins. Compt. rend., T. XVI, No. 3.

Gimbert, Mémoire sur la structure et la texture des artères. Journ. de l'Anat. et de la Phys. par Ch. Robin, 1865.

Eberth, Von den Blutgefäßen. Strickers Handb. der Lehre von den Geweben des Menschen und der Tiere, Bd. I, 2, Kap. VIII.

Remak, Histol. Bemerk. über die Blutgefäßwände. Müllers Arch. f. Anat. u. Physiol., 1850.

Key-Aberg, Algot, Ueber den Bau der Tunica intima der Aortenwand bei dem erwachsenen Menschen. Biolog. Unters. von Retzius, 1881.

Schiefferdecker, P., Ueber den Bau der Wandung der Blutgefäße. Sitzungsber. der Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde, Bonn 1896, Bd. I.

Grünstein, Histol. Untersuchungen über den Bau der menschlichen Aorta in versch. Altersstufen. In.-Diss. Bonn, 1895.
— Ueber den Bau der größeren menschlichen Arterien in versch. Altersstufen. Arch. f. mikrosk. Anat., 1896.
v. Ebner, Ueber den Bau der Aortenwand, bes. der Muskelhaut derselben. Untersuch. a. d. Institut f. Physiol. u. Histol. in Graz (Rollet), 1870.
Bonnet, R., Ueber den Bau der Arterienwand. Deutsche med. Wochenschr., 1896.
Anacker, Gefäßhautentzündung. Kochs Encyklopädie, Bd. III.
Bollinger, Die Kolik der Pferde und das Wurmaneurysma der Eingeweidearterien, München 1870.
— Adams Wochenschr., 1873.
Birch-Hirschfeld, Lehrb. d. path. Anatomie.
Kitt, Lehrb. der path. Anat.
Böhm und Oppel, Taschenb. der mikrosk. Technik, 1900.
Hansen, Eine zuverlässige Bindegewebsfärbung. Anat. Anz., Bd. XV.
Weigert, Ueber eine Methode zur Färbung elast. Fasern. Centralbl. f. allgem. Path., Bd. IX.
Unna, Notiz betr. die Tänzersche Orceinfärb. des elast. Gewebes. Monatsh. f. prakt. Dermat., Bd. XII.
v. Kahlden, Technik der histol. Unters. path.-anat. Präparate, 1898.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel IX.

Entwicklung der Tun. elast. int. aus den Längsfasern der Intima. Antagonismus zwischen Tunica und Längsfasern (Fig. 1—5).

Fig. 1. Vielreihige Längsfaserschicht aus dem Trunc. brachioceph. com. Vergr. 200fach.

Fig. 2. Mehrreihige Längsfaserschicht aus dem Anfang der A. costocervic. Vergr. 200fach.

Fig. 3. Dasselbe aus der A. cervic. asc. Vergr. 240 fach.

Fig. 4. Einreihige Längsfaserschicht im Uebergang zur Tunica begriffen, aus der Seitenwand der Aorta abdom. Vergr. 240fach.

Fig. 5. Spaltung der Tun. elast. int. in mehrere Blätter, aus der A. renalis. Vergr. 60fach.

Fig. 6. A. spermatica int. Vergr. 25fach.

Tafel X.

Verschiedenheiten in der inneren Begrenzung und in der Entwicklung der Intima.

Fig. 7. Ende der A. colica dors. Vergr. 60fach.

Fig. 8. Anfang der A. coecalis. Vergr. 60fach.

Fig. 9. Anfang der A. hepatica. Vergr. 60fach.

Vermischung von Kreis-, Längs- und Schrägfasern an der äußeren Grenze der Media.

Fig. 10. A. mesent. cran. Vergr. 60fach.

Typuswechsel in der Aorta abdominal.

Fig. 11. Anfang der Aorta abd. Vergr. 60fach.

Fig. 12. Ende der Aorta abd. Vergr. 60fach.

Tafel XI.

Anpassung von Arterien an den Blutdruck (Fig. 13 u. 14), an die Umgebung (Fig. 15—17) und an besondere Aufgaben (Fig. 18 [u. 6]).

Fig. 13. Aufsteigender Teil der A. intercostalis. Vergr. 60fach.

Fig. 14. Absteigender Teil der A. intercostalis. Vergr. 60fach.

Fig. 15. Aus der A. colica media (die dem Darm anliegende Wand ist dünner als die freie). Vergr. 60fach.

Fig. 16. Dorsale, nach dem Brustraume freiliegende Wand der A. epigastrica. cran. (Fig. 16 u. 17 entstammen demselben Querschnitt). Vergr. 60fach.

Fig. 17. Ventrale, dem Brustbein anliegende Wand der A. epigastrica. cran. Vergr. 60fach.

Fig. 18. Starke Adventitia aus der A. axillaris. Vergr. 60fach.

Die Photogramme geben nach Weigert gefärbte Präparate wieder und sind unter dankenswerter Beihilfe des Herrn städt. Tierarztes Voigt-Leipzig mit dem großen Zeissschen Apparat für Mikrophotographie im Veterinär-Institut der Universität Leipzig aufgenommen. Für die gütige Erlaubnis zur Benutzung dieses ausgezeichneten Apparates spreche ich Herrn Prof. Dr. Eber meinen herzlichsten Dank aus.

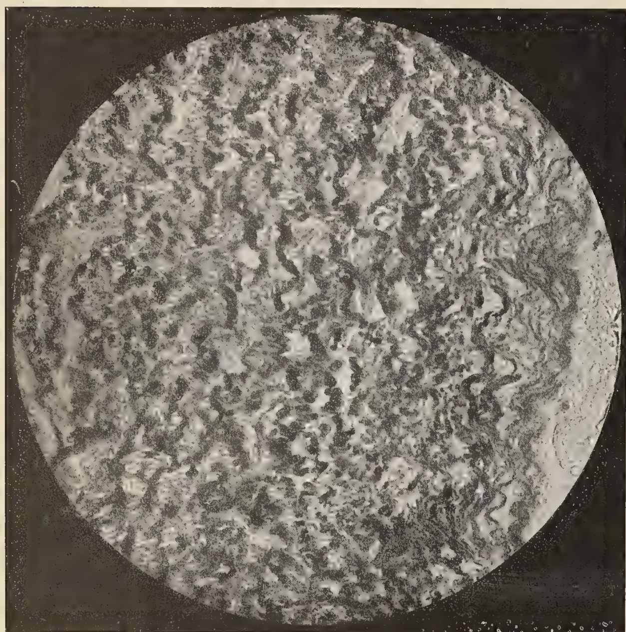
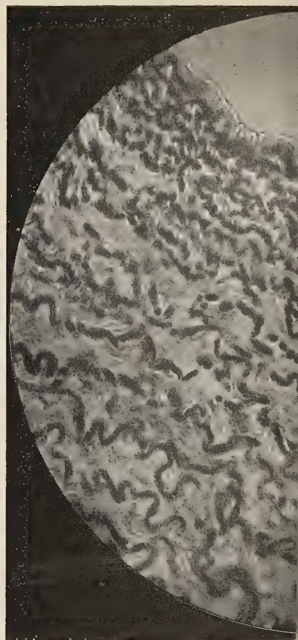


Fig. 1.



F

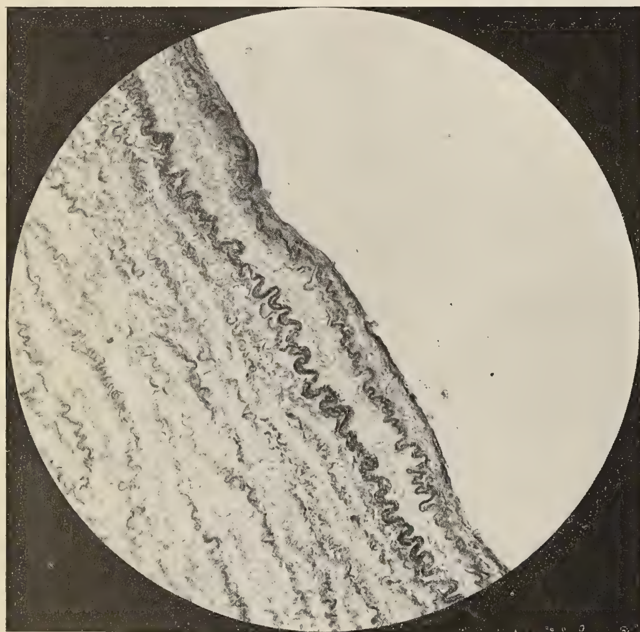


Fig. 4.



F

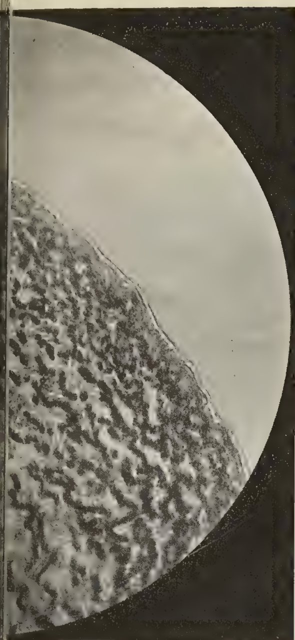
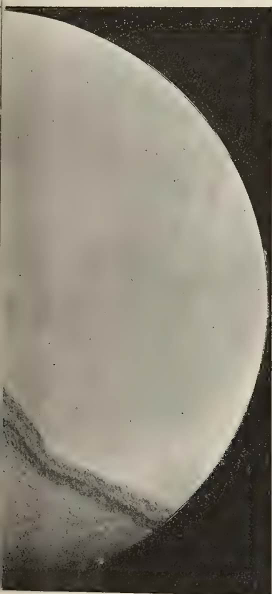




Fig. 3.



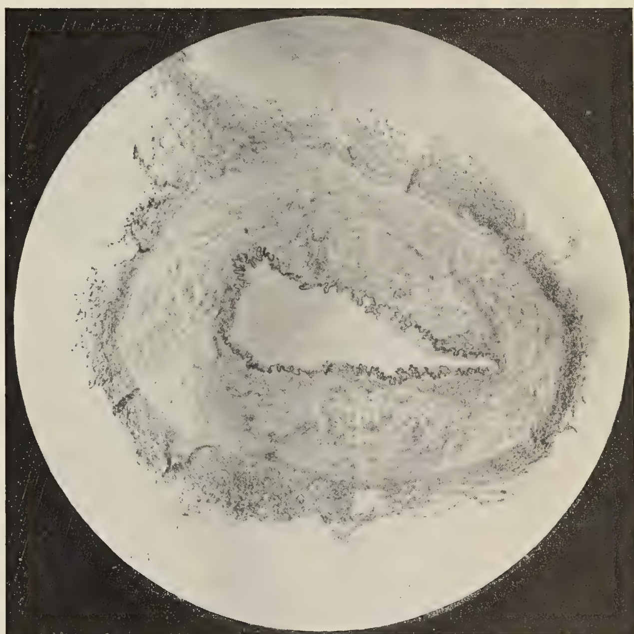


Fig. 6.

Fischer in Jena.

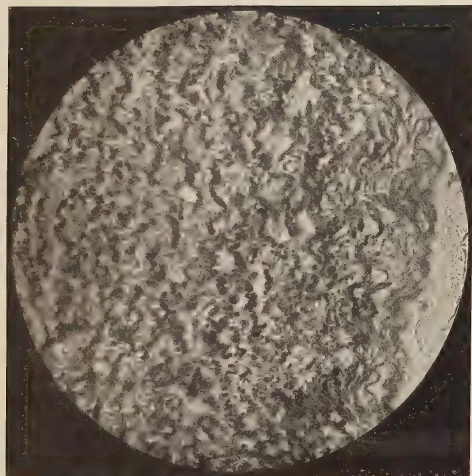


Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.

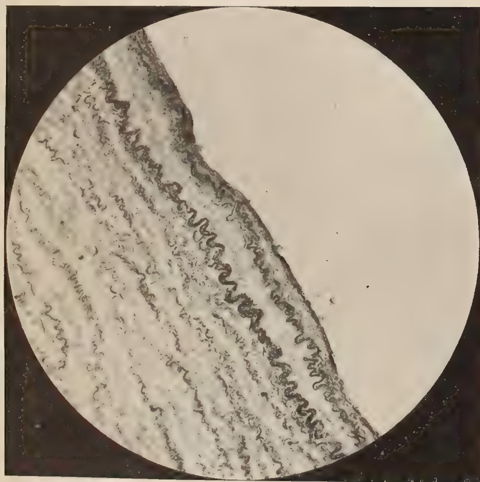


Fig. 4.

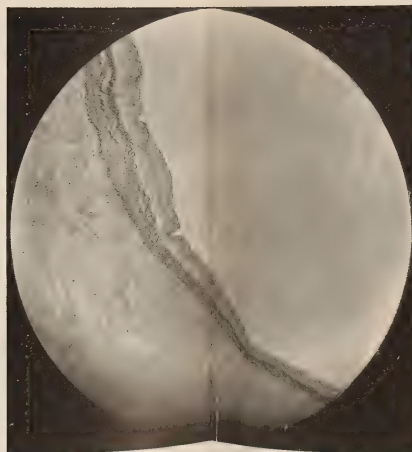


Fig. 5.

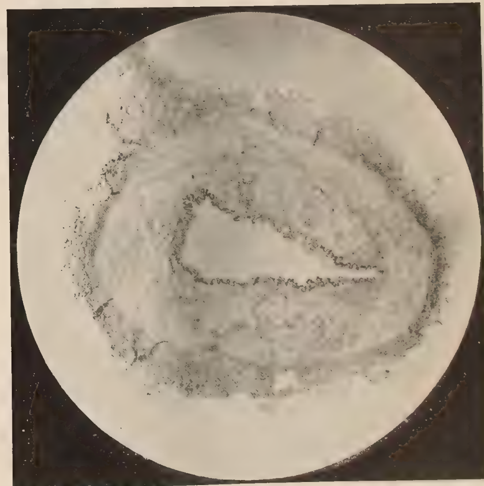


Fig. 6.

Bärner.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

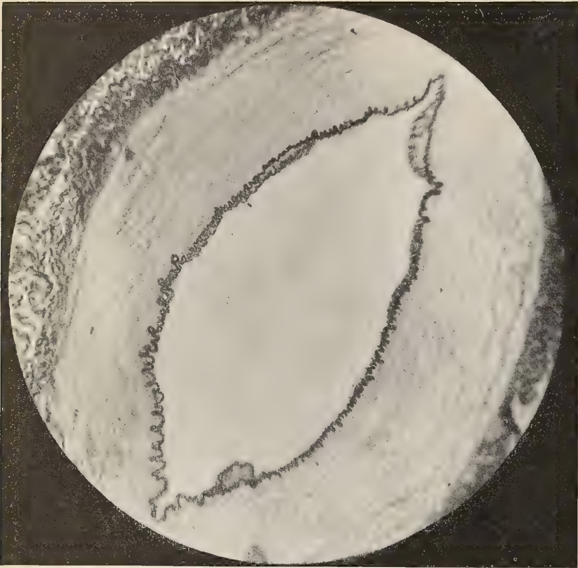
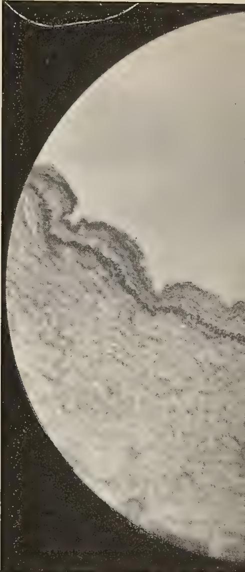


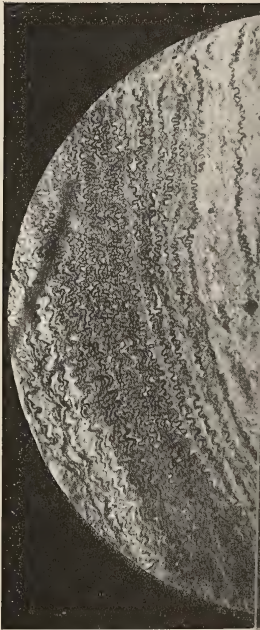
Fig. 7.



Fi



Fig. 10.



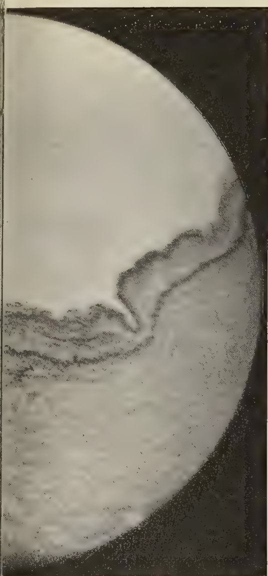
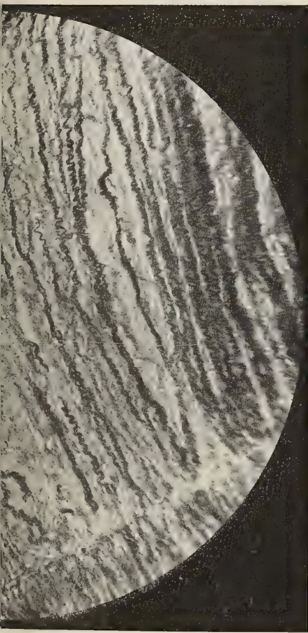




Fig. 9.



. 11.



Fig. 12.

Fischer in Jena.

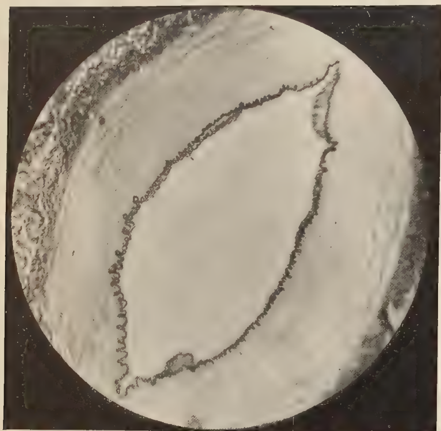


Fig. 7.



Fig. 8.



Fig. 9.

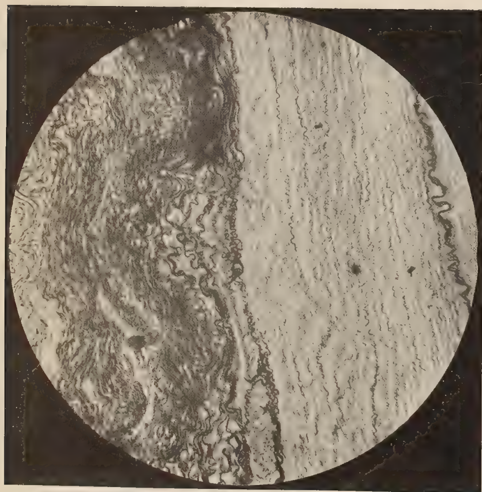


Fig. 10.



Fig. 11.

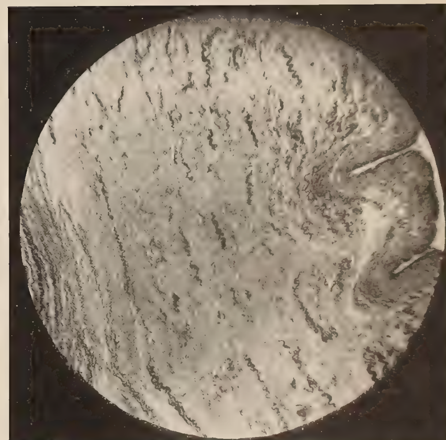


Fig. 12.

Bärner.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

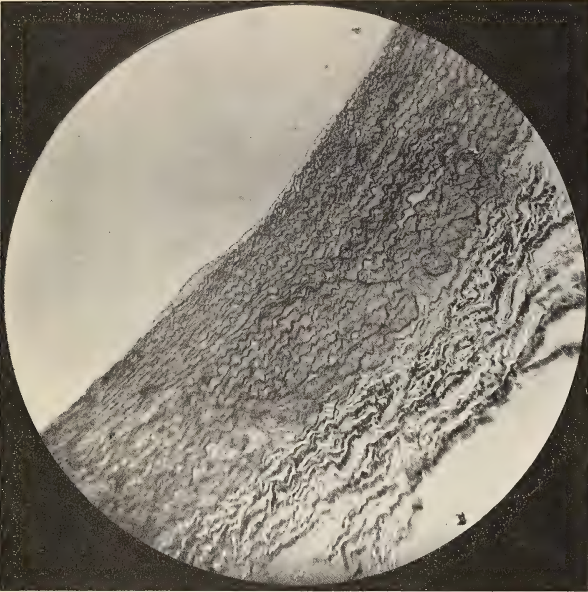


Fig. 13.

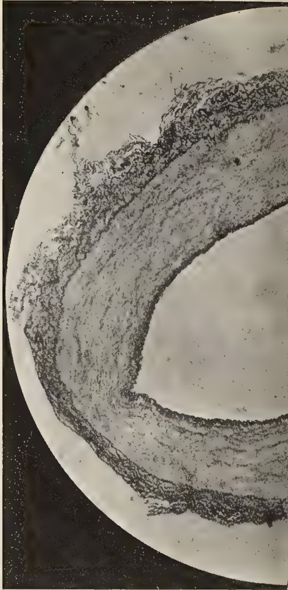


Fig.

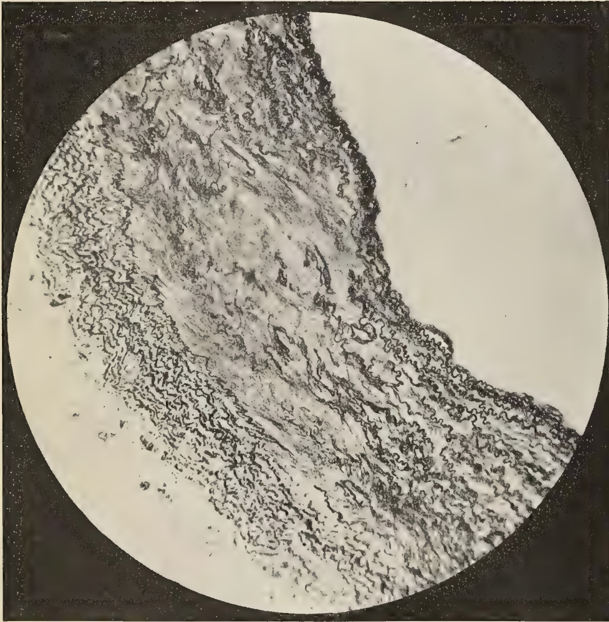
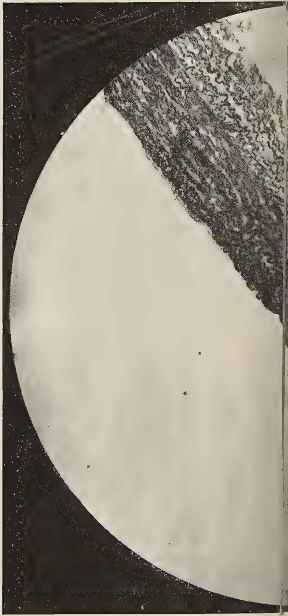
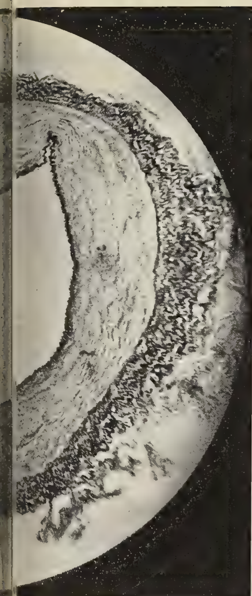


Fig. 16.



F



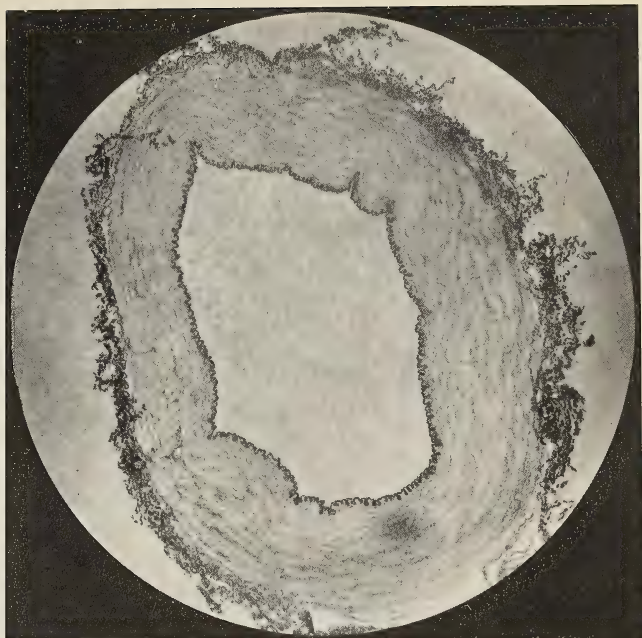
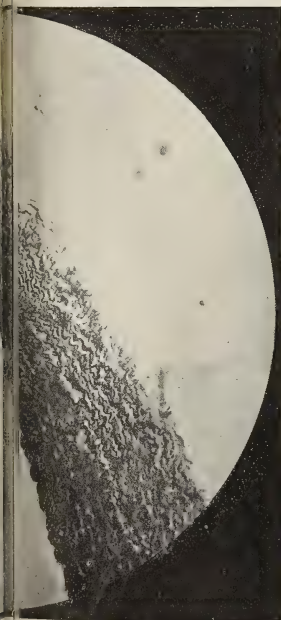


Fig. 15.



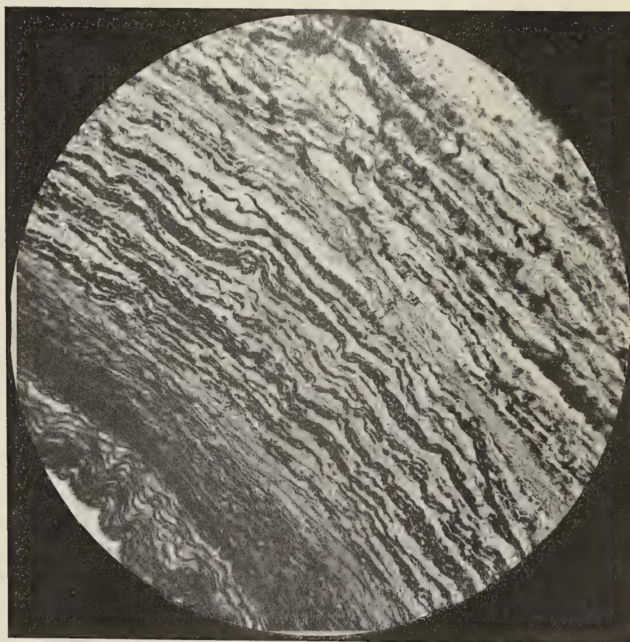


Fig. 18.

ischer in Jena.

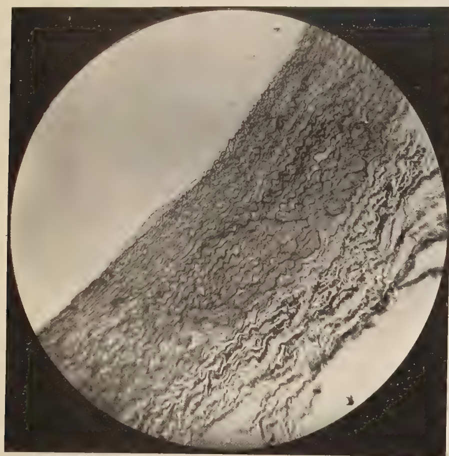


Fig. 13.

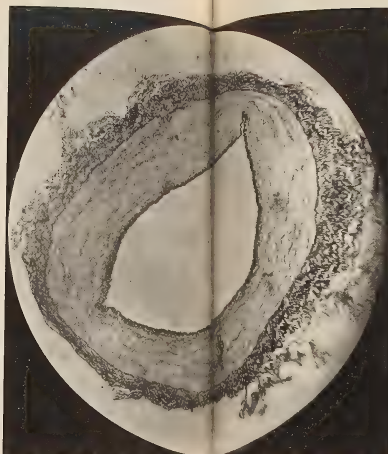


Fig. 14.

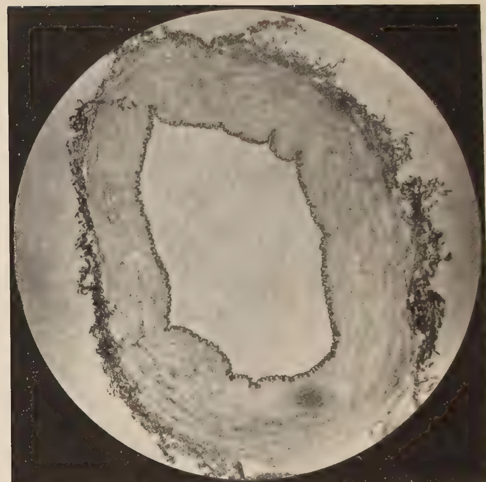


Fig. 15.

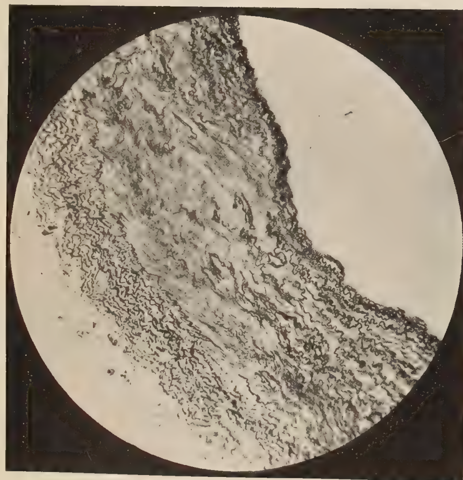


Fig. 16.

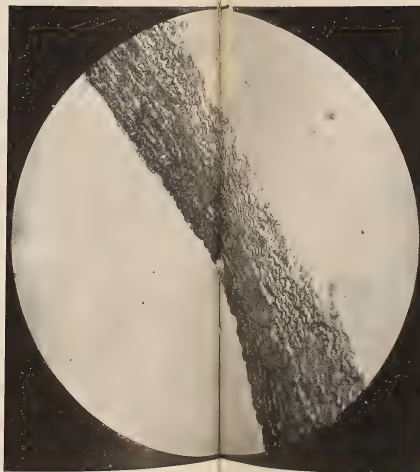


Fig. 17.

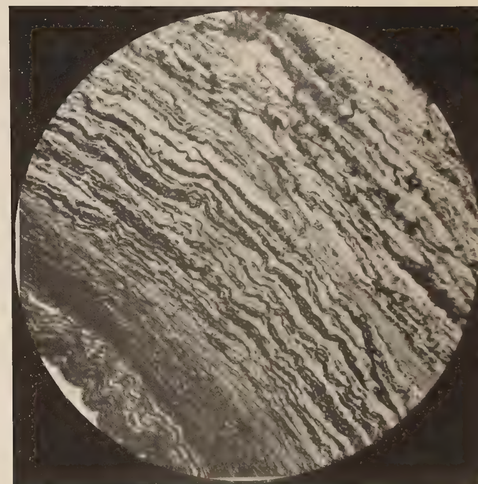


Fig. 18.

Bärner.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Studien über das Gefässsystem niederer Oligochäten.

Von

Hedwig Freudweiler aus Zürich.

Hierzu Tafel XII und XIII.

Die folgenden Mitteilungen möchte ich mit einer historischen Einleitung beginnen, einer Uebersicht der im Lauf der Jahre über das Thema geäußerten Meinungen, und daran anschließend meine eigenen Befunde auseinandersetzen. Da sich die Arbeit während der Untersuchungen in 3 Teile gliederte, werde ich jeden mit gesondertem historischen Ueberblick beginnen:

1) Darmdivertikel der Enchyträiden;
2) Resorption bei Enchyträiden;
3) Histologisches.

Die Formen, die ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, waren vorerst verschiedene Arten der Gattung Fridericia, die ich anfänglich aus mangelnder Uebung nicht genauer zu bestimmen vermochte; daneben Henlea ventric. (Mack), H. leptodera (Br.), H. nasuta (Eisen), sowie Buchholzia appendiculata (Buchh.). Vor allem aber waren es Mesenchytraeus setosus (Michlsn.) und Stercutus niveus (Michlsn.), welch letztere Form ich durch die gütige Vermittelung von Herrn Prof. A. Lang aus Herrn Prof. Michaelsens Privatsammlung erhalten konnte. Zum Vergleich habe ich auch Tubifex rivulorum (Lam.) herangezogen. Später aber waren es besonders die Naididen Stylaria lac. L. und Chaetogaster diaph. (Gruith), die wegen ihrer Durchsichtigkeit sehr günstige Objekte liefern, daneben auch, als am Beginn des von Michaelsen aufgestellten Oligochätensystems stehend, ein besonderes Interesse beanspruchen.

Zum Töten und Fixieren erwies sich kochende, kalt gesättigte Sublimatlösung als das Brauchbarste; Betäuben und nachheriges Fixieren, z. B. mit Osmiumsäure, hat mir nie dieselben gut konservierten Präparate geliefert. Dagegen wurde Flemmingsche Flüssigkeit in schwacher und starker Lösung mit nachherigem Färben in Safranin mit Erfolg angewandt. Enchyträiden habe ich vor der Tötung

immer einige Tage in feuchtem, moderigem Laub gehalten, damit der Darm von allen Erdpartikeln gereinigt werde, wonach dann die Schnitte sehr schön ausfielen. Zur Färbung wandte ich die Van Gieson-Hansensche Methode, die Doppelfärbung Eisenhämatoxylin-Erythrosin an; sehr gute Resultate erzielte ich auch mit der einfachen Färbung Hämalaun-Eosin, sowie Grenachers Boraxkarmin. Weniger glücklich war ich mit der Silberimprägnierung, die mir nur bei Tubifex Zellgrenzen nachzuweisen erlaubte. Ganz fehlgeschlagen sind die zahlreichen Versuche mit Methylenblau, wie auch das Einlegen der durch Osmiumsäure fixierten Tiere in Holzessig, wodurch ich ebenfalls Zellgrenzen in den Gefäßen zu erlangen hoffte.

1. Die Darmdivertikel der Enchyträiden.

Der Grund, weshalb ich auf diese Bildungen besonders zu sprechen komme, liegt darin, daß diese Divertikel von vielen Autoren mit dem Herzkörper in Beziehung gebracht wurden, einem einigen Enchyträden zukommenden intravasalen Zellgebilde, das im Abschnitt „Histologisches“ seine Besprechung finden wird.

Die Divertikel nun wurden zuerst, wie Vejdovsky erwähnt, von d'Udekem u. a. als Magen aufgefaßt. Vejdovsky (4) selbst beschreibt sie als Leber, und zwar aufgebaut aus Schlauchdrüsen, welche differenziertes Darmepithel sind und zahlreichen Gefäßen aufsitzen, deren Herkunft er nicht ermitteln konnte. Bei Buchholzia append. spricht er nur von Gefäßen, die untereinander durch Bindesubstanz gehalten seien. — In seiner Dissertation (9) nennt Michaelsen alle diese Gebilde Chylusgefäßsysteme, gebildet aus dem stark in Falten gelegten Darmepithel und aus Gefäßen und Kanälen, welch letztere mit dem Darmlumen kommunizieren, um aus ihm Chylus aufzunehmen und diesen durch Diffundieren durch die Zellen hindurch in die Gefäße überzuführen. Ob die Kanäle inter- oder intracellulär gelagert sind, wird nicht gesagt. In der späteren detaillierten Arbeit über die Darmdivertikel (8) erwähnt er sie als intracelluläre. — Ude (19) geht speziell auch auf diese Organe ein, ist aber entschieden für eine intercelluläre Lage der Kanäle, entstanden durch enorme Faltung des Darmepithels und gleichzeitige Verwischung der Zellgrenzen, so daß man auf den ersten Blick über die Lage der Gänge im unklaren sein kann. Michaelsens Erklärung der Organe als Chylus aufnehmende hält

er für durchaus nicht stichhaltig, eine sekretorische Funktion dagegen für weit wahrscheinlicher. Er erwähnt dann noch die Möglichkeit einer Homologie mit den Kalkdrüsen anderer Oligochäten. Beddard (20) spricht sich ebenso ziemlich entschieden für letztere Homologie aus.

Bei Enchyträiden also finden sich die Divertikel bei Buchholzia append, Henlea lept., nasuta und ventriculosa. Es sind bei Henleen Ausstülpungen mit fast genau erhaltener Darmepithelstruktur, nur daß der Blutsinus tiefer, nämlich auch zwischen die Epithelzellen eindringt und die Zellen der Cilien entbehren. Bei Buchholzia stellt das unpaare Divertikel sich dar als eine Ansammlung von Darmzellen; das Darmlumen ist verschwunden, das Sinusblut aber tritt frei zwischen all den Zellen hindurch, welche selbst mit intracellulärem Lumen ausgerüstet sind (Fig. 3). Die Lumina aller Zellen stehen untereinander und mit dem des Darmes in offener Kommunikation. Wie gesagt, deutet Michaelsen diese Art der Ausbildung als ein Mittel zur Oberflächenvergrößerung zum Zwecke einer ausgiebigeren Nahrungsaufnahme. Die Lage soll auch besonders günstig sein, nämlich die Stelle, wo das Rückengefäß den Sinus verläßt und durch die eingeschalteten Organe eine Stauung der nahrungsreichen Blutflüssigkeit und des Darminhaltes bedingt wird. Nun hat mich aber die im Verhältnis zum resorbierenden Darmabschnitt und dessen Chloragogengewebe geringe Größe aller dieser Divertikel, namentlich auch der Bau desselben bei Buchholzia stutzig gemacht. Was vorerst die Oberflächenvergrößerung anbelangt, so ist auch bei Anneliden das gebräuchliche, weil ausgiebige Mittel zu ihrer Erlangung die Faltenbildung der Darmwand in das Lumen hinein. Und was den Bau anbetrifft, so ermöglichte er ja auch nur die Aufnahme des Chylus in das das Divertikel einrahmende Sinusblut, dieses aber umspült sowieso den ganzen Darmschlauch und seine resorbierenden Zellen. Läge die Vermutung nicht nahe, daß es sich um ein sekretorisches Organ handelt? Es muß eine Art Leber sein oder besser ein Pankreas, dessen Zellen dem Blute gewisse Substanzen entziehen, dieselben zur Sekretbildung verwerten und dieses Sekret in ihre intracellulären Räume ergießen, von wo aus es dem Darminhalt zugeführt und ihm beigemengt würde zur Beförderung seiner Löslichkeit. Verdauungsdrüsen, sog. Lebern, lassen sich in Wirklichkeit bei allen Tierformen, auch wenn sie noch so kompliziert gebaut sind und nur noch durch den Ausführungsgang mit dem Darm in Verbindung stehen, auf ursprüngliche Darmdivertikel

zurückführen. Bestärkt wurde ich in dieser Ansicht, als ich bei einer Fridericia, vermutlich F. Leydigi, ein ähnlich gebautes Organ in den Verlauf des Darmes selbst eingeschaltet fand, wie Michaelsen es in seiner Dissertation auch beschreibt und unter die Kategorie der Chylusgefäßsysteme einreiht. Es ist an der unmittelbar dem Austritt des Rückengefäßes nach vorn zu vorgelagerten Stelle ausgebildet d. h. an einer Stelle, die für Chylusaufnahme äußerst ungünstig wäre, denn der Sinus ist nur als enge Spalte noch vorhanden und die vom Schlund kommenden Nahrungspartikel sind jedenfalls noch nicht zur Resorption geeignet. Das Darmepithel hat sich in diesem in Frage kommenden Organ in gerade Zellreihen geordnet, das Lumen ist sehr eingeengt und die Zellen alle haben intracelluläre Lumina erhalten, während zwischen ihnen dem Sinusblut der Durchtritt erlaubt ist (Fig. 4). Es kann sich um nichts anderes als eine Verdauungsdrüse, eine Darmspeicheldrüse handeln. Die noch ursprünglicher gebauten, aber doch schon als Divertikel ausgestülpten Organe der Henleaarten bezeichnen nur den Beginn der Zellmodifikation, und die Lage aller ist für eine sekretorische Funktion die denkbar günstigste.

Daß es unter den Enchyträiden divertikellose Formen gibt, läßt sich wohl aus der verschiedenen Konsistenz der Nahrung, bezw. der aufgenommenen Erde erklären: die einen Tiere finden sich im gewöhnlichen Wiesenboden vor, andere dagegen suchen den weichen Humusboden der Wälder und den Schlamm der Seen auf.

Was nun die Beziehung dieser Divertikel zum Herzkörper, einem Zellstrang im Lumen des Rückengefäßes einiger Enchyträidenarten, anbelangt, so war ich erst geneigt, letzteren mit Michaelsen (9), Horst (7), Schäppi (17), Picton (31) als direkten Abkömmling der ersteren aufzufassen, und dies namentlich von der Form, wie sie Buchholzia eigen ist. Wie Fig. 3 zeigt, umgibt der Darmsinus auch das Divertikel und tritt an seinem distalen Ende als Rückengefäß hervor. Man kann sich nun leicht vorstellen, wie durch Ueberflüssigwerden der Leberfunktion die Zellen an Zahl abnehmen und endlich nur noch als massiver Zellstrang im Rückengefäß bei dessen Ursprung aus dem Sinus zu finden wären, wie es beim Herzkörper der Fall ist. Bei dieser Ableitung aber müßte noch ein Zusammenhang zwischen Darmepithel und Herzkörper zu konstatieren sein, was nicht der Fall ist. Mag auch der Herzkörper also als Klappe funktionieren oder der Exkretion dienen, was beides für das ebenso benannte Organ der

Polychäten angenommen werden muß, sicherlich kann er nur analog, nicht aber homolog dem der Polychäten sein. Denn dort wird er, wie Salensky (5) für Terebella nachwies und auch Picton (31) es bestätigt, durch Einstülpung der Gefäßwand gebildet, wird in der Beschreibung meist als mit hohlem Zentrum versehener Zellstrang geschildert, oder zum mindesten wird eine zentrale Grenzlinie oder -lamelle angegeben. Seine Zellen stammen folglich von der Gefäßwand ab, wie sie durch ihre zahlreichen Einschlüsse auch an deren exkretorische Funktion erinnern, und der Name „intravasale Chloragogendrüse“ den Eisig ihm gab, ist vollkommen berechtigt. Daß Picton aber dieselbe mesodermale Abstammung für den vorderen Teil des Buchholziadivertikels beansprucht, beruht auf einem Irrtum. Er betrachtet nämlich dies Divertikel als Einstülpung der Darmwand in das über ihr gelegene Rückengefäß hinein, wobei allerdings die Wandung des letzteren vorangeschoben und bei der Umwandlung der Ausbuchtung zum Herzkörper den distalen Teil desselben ausmachen würde. In Wirklichkeit tritt das Gefäß aber erst am vorderen Ende des Divertikels aus; so kann von einer mesodermalen Herkunft des Herzkörpers, auch wenn er das modifizierte Darmdivertikel wäre, erst recht nicht die Rede sein. Bevor ich mich speziell auf die Frage dieser Abstammung einlasse, muß ich notwendigerweise einen kurzen Ueberblick über die Resorption einschieben.

2. Resorption bei Enchyträiden.

Hier müssen vor allem die freien Lymphzellen des Cöloms Erwähnung finden, die Ray Lankester als Abkömmlinge der dem Darm aufsitzenden Chloragogenzellen ansah, was aber schon Vejdovsky (4) entschieden bestreitet. Dieser sucht ihren Ursprung vielmehr auf die schon in embryonalen Stadien aus sich entwickelndem Mesoderm in die Leibeshöhlen fallenden Zellen zurückzuführen, also auf die ganze Peritonealauskleidung der Leibeshöhle. Er faßt sie mit Tauber als Ernährungselemente dieser Leibeshöhle auf und bestätigt 1892 (13) seine Meinung über ihre Herkunft. — Keiner der neueren Autoren aber bringt die Lymphzellen mit der Resorption in direkten Zusammenhang. Anders verhält es sich mit dem Chloragogengewebe: Michaelsen (11) erwähnt bei Stercutus zum ersten Mal die Rolle, die dies Gewebe neben der ihm zumeist zugeschriebenen exkretorischen Funktion

als Reservebehälter spielt, welcher namentlich zur Zeit der Geschlechtsreife für die Ausbildung der dotterreichen Eier in Anspruch genommen wird. — Für eben solche Vorratsräume hält sie auch Schneider (22); wegen ihrer Fähigkeit, injiziertes Indigkarmin zu absorbieren, schreibt er ihnen phagocytäre Eigenschaft zu. — Cuénot (27) hält sie für fähig, sowohl Glykogen als, bei anderen Formen, Fett anzuhäufen, ihren Hauptinhalt aber bedingen die Exkretionsstoffe. Entgegen den Ansichten Vejdovskys, Kükenthals, Beddards, welche an ein Sichloslösen der Chloragogenzellen behufs Entleerung der Exkrete glauben, sieht er diese Entfernung zu stande gebracht durch phagocytäre Amöbocyten, denn diese sollen sich der ausgestoßenen Exkretballen bemächtigen. — In einer kürzlich erschienenen Arbeit schreibt Rosa (41) den Zellen wiederum vor allem exkretorische Eigenschaften zu, was er begründet durch das chemische Verhalten der darin enthaltenen Körner halbflüssiger Substanz, der „cloragosomi". Diese schwärzen sich in Osmiumsäure nicht und werden weder durch Alkohol noch durch Xylol aufgelöst. Für Enchyträiden allerdings macht er Einschränkungen.

Die Resorption spielt sich bei Enchyträiden sicherlich folgendermaßen ab: Aus der in den Darm aufgenommenen Erde wird das Brauchbare in lösliche Form übergeführt, von den resorbierenden Darmzellen aufgenommen und an die sie an ihrer Außenseite umgebende Blutflüssigkeit des Sinus abgegeben, so daß diese mit Recht als Hämolymphe bezeichnet wird. Durch die antiperistaltischen Bewegungen wird sie dem vorn befindlichen Rückengefäß zugeführt. Auf der ganzen Darmstrecke schon wird aber durch die Chloragogenzellen dem Sinusblut Nahrung entzogen und in Form ölartiger Kugeln als Reserve aufgespeichert. Jene, im Abschnitt über Histologie noch besonders zu erwähnende Fortsatzbildung der Darmzellen gegen die Basis des Chloragogengewebes hin (Fig. 6—8) hat gewiß die Bedeutung, diesem direkt Nahrung zuzuführen; auch wird dadurch eine Verlangsamung der Zirkulation herbeigeführt, welche dieser resorbierenden Tätigkeit des Chloragogens nur nützen kann. Ein typisches Reserveepithel ist das Chloragogen vor allem bei Stercutus niveus. Es füllt in den vorderen und hinteren Segmenten die ganze Leibeshöhle (Fig. 9), so daß für freie Lymphzellen kein Platz bleibt. In den Geschlechtssegmenten dagegen hat es die für alle übrigen Enchyträiden normale Größe; die zahlreichen, durch Eosin lebhaft sich färbenden Kügelchen finden sich dafür um die in Ausbildung begriffenen

Eier herum, welche sich, wie bei Mesenchytraeus, frühzeitig von ihrer Bildungsstätte lösen und, in einem dissepimentalen Sacke liegend, ihre weitere Ausbildung durchmachen, umgeben von den aus dem Chloragogengewebe stammenden Fettkugeln. In den niederen Zellen der letzteren sind zahlreiche feine braune Körnchen zurückgeblieben, gewiß ein zum Aufbau des Dottermaterials nicht verwendbarer Rückstand, d. h. es sind vom Chloragogengewebe ausgeschiedene Exkretkörner (Fig. 12). — Es ist diese Vorratsspeicherung sicherlich die Hauptfunktion des Enchyträiden-Chloragogens. Daneben mag es in geringem Maße exkretorisch tätig sein, wie die braunen Staubkörner beweisen, die dann bei höheren Anneliden nach Rosa (41) den Hauptbestandteil der Zelle ausmachen. Auch scheint mir, entgegen Rosa, das letztere Verhalten ein sekundäres zu sein, bedingt durch das reicher entwickelte Gefäßnetz, das selbst den Transport der Nahrung besorgt und den Chloragogenzellen nur mehr ihre exkretorische Funktion überlassen hat. — Die Chloragogenzellen geben nun je nach Bedürfnis, d. h. je nachdem, ob ein Konzentrationsgefälle zwischen ihrem Inhalt und der „umgebenden“ Leibesflüssigkeit vorhanden ist oder nicht, Nahrung an diese ab, welche alle Organe umspült und so selbst zur Trägerin des nährenden Chylus wird. Die vielen Lymphzellen, die sich in ihr finden und vor allem, passiv hin und her bewegt, durch die Septenlücken hindurch von einem Segment in das andere getragen werden, haben exkretorische und phagocytäre Eigenschaften, wie Schneider (22) und Cuénot (27) nachwiesen. Bei Enchyträiden kommen sie bald nur in einer, bald in zwei Formen vor, alle mit deutlichem Kern und meist wabenartigem Plasma, bald diskusförmig, bald oval und dann formveränderlich. Auch einige Amöbocyten mit zahlreichen Pseudopodien konnte ich beobachten, aber es war mir nicht möglich, bei dem Hin- und Herfluten eine Veränderung ihrer Form verfolgen zu können oder ihre Identität mit den ovalen Zellen nachzuweisen. Doch ist letzteres wahrscheinlich, da das seltene Auftreten mit vielen Pseudopodien versehener Amöbocyten auf Schnitten sich durch Einziehen der Fortsätze beim Töten erklärt. Alle sind Derivate des Cölothels, wie es Meyer für einige Chätopoden nachwies. Die Septen namentlich scheinen bevorzugte Ursprungsstellen zu sein, was von Vejdovsky (13) für Rhynchelmis und des weiteren von Beddard (14), Goodrich (25) und de Bock (36) gezeigt wurde, denn an ihnen sieht man Zellen in allen Uebergangsphasen von eng anliegenden bis sich total loslösenden (Fig. 22).

Daß es nicht nur vorübergehend sich anheftende Amöbocyten sind, beweist ihr geringes Plasma, das noch frei von allen Einschlüssen ist. Wie später gezeigt werden soll, kann die Gefäßwandung wohl auch als Mutterboden freier Lymphzellen gelten. Cuénot (27) läßt sie durch wenige Mitosen und ihnen folgende zahlreiche Amitosen sich vermehren, woher aber die ersten freien Zellen stammen, wird nicht gesagt. Leider habe ich nie, weder an freien Zellen noch an Septen, Teilungsstadien auffinden können, wie denn Cuénot allerdings diese Teilungen als seltene und nur periodisch auftretende Vorkommnisse schildert. — Die Lymphzellen übergeben ihrerseits das Exkret den Nephridien, was namentlich Cuénot genau verfolgte. Die hauptsächlichste Nahrungsabgabe aber findet vom Rückengefäß, Bauchgefäß und den vorn beide verbindenden Seitenschlingen aus statt, wo die Diffusion durch alleiniges Vorkommen der Basalmembran sehr begünstigt ist. Daß im weiteren Verlauf der Gefäße die Kontraktilität unnötig ist, versteht sich von selbst: ein rasches Weiterfließen des Blutes wäre der Stoffabgabe hinderlich. Gegen das Rückwärtsfließen des Blutes ist durch die jeweilige Einschnürung an den Septen gesorgt, wo die Ringmuskulatur in Form breiterer Fasern Klappenfunktion auszuüben vermag. An der letzteren nehmen gewiß auch die intravasalen Zellen und Zellgebilde teil, die im nun folgenden Teil über die Histologie ihre Besprechung finden sollen.

3. Histologie des Gefäßsystems.

Schon Leydig (1) beschreibt die Gefäße der Ringelwürmer folgendermaßen: „sie bestehen aus einer bindegewebigen, scharf konturierten Intima, und um diese herum legen sich Muskeln, . . . zu äußerst kommt eine weiche bindegewebige, Hülle (Adventitia) mit einzelnen Kernen.“ — Einige Jahre später fanden Ebrth (2) und nach ihm Power d’Arcy (3) durch Einlegen zerzupfter Tubificiden in Höllensteinlösung feine, kompliziert verlaufende Silberlinien an den Gefäßen, die Eberth als Begrenzung von Platten erklärt, welche von Zellen gebildet werden, „die aber einige ihrer Eigenschaften, den Kern und den Inhalt verloren und sich in kernlose Platten umbildeten“. — Vejdovsky (4) war dann der erste, der den Sinus auffand, ihn aber als zwischen den Muskellagen des Darmes gelagert schildert. In seiner 1884 erschienenen Arbeit (6) gibt er dagegen die Schichtenfolge am

Darm aller Oligochäten folgendermaßen an: Wimperepithel, Gefäßschicht, Muskelschichten und das zu Chloragogen differenzierte Peritoneum, was er durch direkte Beobachtung an Dendrobaena beweist. Die Funktion dieses modifizierten Epithels soll eine exkretorische sein, was zur Folge haben müsse, daß die Zellen sich ablösen um in der Leibeshöhle resorbiert und durch die Segmentalorgane nach außen befördert zu werden. Ueber die Histologie der Gefäße selbst äußert er sich in der erstgenannten Arbeit dahin, daß er nur bei Anachaeta eine Tunica propria, eine Muskelschicht und eine äußere kernhaltige Tunica adventitia zu erkennen vermochte; sternförmige Zellen, die er an der Wandung beobachtete (ob innen oder außerhalb, wird nicht erwähnt), betrachtet er als Muskelzellen. 1884 aber gibt er für Enchyträidengefäße folgende Charakteristik: eine feine Membran, die außen mit der Peritonealmembran belegt ist. Für Stylaria hingegen nimmt er eine einfache Zelllage als wandungbildend an, diese Zellen wären selbst kontraktil, nicht aber die dem Gefäß aufsitzenden, früher irrtümlicherweise als Muskelzellen bezeichneten Peritonealzellen. Blutkörperchen hat er keine aufgefunden, dagegen erwähnt er sie für Tubificiden als zahlreich vorhanden und hier wie bei anderen Oligochäten als aus der Gefäßwand entstanden. — 1886 bestätigt MICHAELSEN in seiner Dissertation (9) VEJDOVSKYS Beobachtung über die Lage des Sinus, sagt dafür aber, daß es, „wie es scheint, von einem zarten, wasserhellen Häutchen ausgekleidet“ sei; er erwähnt längsverlaufende Hautsäume, die den Sinus in Kanäle einteilen, und weiter noch das „Interessante, daß das Rückengefäß in seinem Verlauf noch verschiedene Male mit dem Darmblutsinus in Kommunikation tritt“, wobei er, wie aus der von ihm entlehnten Fig. 11 ersichtlich, daß Gefäßlumen als gegen den obersten Sinuskanal offen zeichnet. Für das Rückengefäß beschreibt er eine starke Ringmuskulatur; Blutkörperchen konnte er keine auffinden, wohl aber an der Wandung haftende Zellen, die er als ihre Stellvertreter auffaßt. — Seine Auffassung über den Sinus als ein Gefäßplexus wird neuerdings von PIERANTONI (46) geteilt, der ähnliche Figuren gibt und aussagt, daß das Rückengefäß im hinteren Teil zu einem Gefäßchen des Plexus werde, woraus er schließt, „che in questi Enchitreidi il vaso dorsale non perde la sua individualità lungo tutto il corpo“.

Was den Darm anbetrifft, hat MICHAELSEN bei dem von ihm entdeckten merkwürdigen Stercutus (11) das Auseinanderfallen seines Epithels in einzelne wenige Zellen konstatiert und diese

Tatsache aus der Art der Nahrung erklärt, welche aus Fischdünger besteht, folglich schon genügend zersetzt und zur Resorption vorbereitet ist. Die wenigen Fäkalmassen, die zurückbleiben, sammeln sich im Enddarm als gelbe Ballen an. Der Darm selbst ist hinten verschlossen, doch, nach meinen Präparaten zu schließen, nicht durch den von MICHAELSEN beschriebenen kompakten Zellstrang, sondern einfach dadurch, daß die ektodermale Einstülpung des Afters nicht zum Durchbruch kommt. — Ueber die Entstehung der Darmmuskulatur äußert sich VEJDOVSKY (13) entschieden dahin, daß sie aus der Peritonealhülle hervorgehe, bei Rhynchelmis, wo die letztere nur einschichtig auftritt, muß daraus sowohl Muskulatur, wie Chloragogen entstehen, und zwar die Muskulatur „zuerst aus einem winzigen Plasmateile der Splanchnopleurazellen sich differenziert haben, während der übrige Teil der Zellen unverändert persistiert und später sich zur Substanz der Chloragogenzellen modifiziert“. Diese sollen sich später analog den Peritonealzellen der Septen von der Darmwandung loslösen können, um in der Leibeshöhle zu flottieren. Auch bei Lumbricus differenzieren sich die Splanchnopleurozellen schon im einschichtigen Stadium, „indem einzelne Zellen im Wachstum zurückbleiben, sich nicht weiter vermehren und schließlich von den Nachbarzellen umwachsen werden, so daß sie sich zwischen der Darmwandung und den späteren Chloragogenzellen befinden, um sich teils zu Quer-, teils zu Längsmuskelfasern zu differenzieren“. — MEYER aber (37) läßt sie aus Mesenchymzellen hervorgehen, eine Ansicht, der neustens LIVANOW (45) teils beipflichtet, d. h. nur für die Ringmuskulatur von Lumbriculus, während er die Längsmuskelzellen desselben Wurmes, sowie die Darmmuskulatur der Mehrzahl der übrigen Oligochäten als Cölothelmuskelzellen bezeichnet. — Für den Sinus und seine Begrenzung hat HESSE (16) eine Endothelauskleidung als deutlich vorhanden nachzuweisen versucht. Er gibt eine Abbildung von Stylaria lacustris (Fig. 6), wo die Darmzellen Plasmafortsätze durch den Sinus aussenden, ihn derart in Kanäle teilend, erwähnt aber diese Zellen als besonderen Endothelbelag (*ek*) mit kleinen Kernen, wenn schon in der Zeichnung Zellen mit typischem Darmepithelkern (*dek*) zur Kanalbildung beitragen, genau wie auch PIERANTONI in der oben angeführten Arbeit (46) die Bildung des Gefäßplexus zeichnet. Ich habe diese Fortsatzbildung bei der Resorption speziell erwähnt. — NUSBAUM (18) pflichtet aber dieser Ansicht bei, mit der Einschränkung freilich, daß es „mindestens in vielen Fällen“ sich so

verhalte. Da bei manchen Arten, wie schon HESSE sagt, ein Endothel schwer oder gar nicht zu finden ist, meint NUSBAUM, daß es einer teilweisen Reduktion unterliegen könne. — Auch UDE (19) ist überzeugt von der Existenz eines Sinusendothels, hat dasselbe auch der Muskelschicht anliegend, aus Zellen mit Kernen bestehend aufgefunden, und da er im Rückengefäß der Wandung mehr oder weniger fest anliegende Zellen wahrnahm, schließt er: „Demnach wird auch das Rückengefäß von einem Endothel umschlossen, das eine direkte Fortsetzung von demjenigen des Blutsinus ist.“ Nur gibt er leider keine Abbildungen. — In der großen Oligochätenmonographie spricht BEDDARD (20) des bestimmtesten von einem Gefäßepithelium; bei Enchyträiden soll nur diese feine Membran und das sie bedeckende Peritoneum vorkommen. — Wiewohl ebenso NUSBAUM-RAKOWSKI (24) in dieser Frage UDE beistimmen, unterscheiden sie daneben an der Wandung sitzende spezielle Blutdrüsenzellen, deren Plasma von gelben Körnern erfüllt ist und aus denen, durch Anhäufung der Zellen, sich der Herzkörper ableiten lasse. — Endgültig wird nun diese Endothelfrage durch BERGH (33) erledigt, der mit Hilfe der kombinierten Methoden von Schnitten und Silberimprägnationen als innere Begrenzung der Gefäße eine Cuticula aufweist „und dieser aufliegende sparsame Bindegewebszellen mit kurzen Ausläufern“. Die Silbermethode namentlich wies ihm bei Stylaria bogenförmige, stark ausgeprägte Linien, die senkrecht auf der Längsrichtung der Gefäße stehen und die er nicht anders denn als Grenzen halbkreisförmiger selbstkontraktiler Zellen deuten will. Daraus folgert er: Die die Rückenwand und die Seitenwände des Rückengefäßes zusammensetzenden Zellen sind halbringförmig, und der (nicht kontraktile) Boden des Gefäßes wird von den Peritonealzellen des Darmes gebildet. Für Enchyträiden findet er im frei verlaufenden Gefäß ringförmige Zellen; wo es dem Darm angeheftet auftritt, werden sie halbringförmig, und weiter hinten, wo das Chloragogen das Gefäß teils bedeckt, vermutet er, daß analog den Tubificiden „einzelne wirkliche Ringmuskelfasern zwischen Cuticula und Peritonealepithel vorhanden sind; doch möchte ich mich hierüber nicht so positiv aussprechen.“ BERGH begeht dann den Irrtum, den Sinus zwischen den Muskellagen des Darmes gelegen zu schildern. — In der im selben Jahr folgenden Beschreibung der Gefäße höherer Anneliden und einiger Polychäten (34), in welcher er auf die prinzipielle Uebereinstimmung im histologischen Bau hinweist, erwähnt er eine Stelle in seinem Notizbuch, „zu der ich

jetzt kein rechtes Vertrauen mehr habe. Es soll nämlich das Peritonealepithel (am Bauchgefäß) der Intima unmittelbar anliegen und kein Bindegewebe dazwischen vorhanden sein." Mir scheint im Gegenteil, nach all meinen Präparaten zu schließen, daß Bilder, wie sie zu dieser Notiz Anlaß gaben, in klarster Weise den histologischen Aufbau enthüllen. — Rosa (41) hat bald darauf in seiner Spezialarbeit über das Chloragogen Berghs Meinung bestätigt, indem er zwar keine Abbildungen gibt, sich aber, wie folgt, äußert: „i vasi non mi paiono essere rappresentati mai da semplici lacune", und weiter unten: „Io vidi sempre questi sinus essere limitati da una cuticola anista cui aderiscono qua e là, dal lato esterno, dei nuclei appartenenti alla matrice della culicola stesso." Bei der Besprechung der Verteilung des Chloragogens sieht er, da er Chloragogen als modifiziertes Peritoneum auffaßt, in dem von Bergh gemachten Unterschied zwischen Gefäßen mit und ohne Peritonealhülle ein Wahrzeichen, das sofort entscheiden lasse, wo Chloragogen möglich sei, „da queste noi abbiamo appreso, che i tratti del vaso dorsale dei limicoli i quali mancano di cloragogo, mancano addirittura di peritoneo, di cui il cloragogo non è che una modificazione. In tal caso la parete del vaso dorsale è costituita solo da cellule contrattili che nella porzione libera anteriore del vaso sono cilindri cavi allienato a formare un tubo, e che nella parte posteriore gia saldata all' intestino, ma ancora priva di cloragogo, sono semicilindri allienati che formano solo la volta del vaso dorsale il cui pavimento è dato dall' intestino."

Trotz Berghs entschiedenem Protest gegen die Existenz eines Endothels wird diese im neuen Lehrbuch der Histologie von C. Schneider (40) wiederum angenommen, wobei folgende Stelle angeführt werden mag: „Schon die Anwesenheit der Klappen und des bei vielen Anneliden vorkommenden Herzkörpers, der eine Endothelwucherung repräsentiert, setzt die Anwesenheit eines Endothels voraus." Durch Versilberung soll darin keine Zellgrenze nachweisbar sein, wohl aber an den außen aufliegenden Wandungszellen, in denen „treten zirkulär verlaufende, zu Bändern angeordnete Fibrillen hervor. Vor allem am Bauchgefäß, aber auch an den arteriellen Schlingen sind die Fibrillen deutlich quergestreift; dieser Befund stellt außer Zweifel, daß es sich um Muskelfibrillen handelt." Am Rückengefäß wären diese Fibrillen durch typische glattfaserige Muskulatur ersetzt. — Als wichtigste Arbeit aber ist Langs Trophocöltheorie zu nennen (43), eine Zusammenfassung all der bisher divergierenden Meinungen unter

einen gemeinsamen Gesichtspunkt, den nämlich einer einheitlichen Herkunft der geweblichen Bestandteile des Gefäßsystems aller Wirbellosen. In Form von Thesen ist die Theorie aufgestellt, die Richtigkeit derselben wird in dem auf die Thesen folgenden Abschnitt durch Zusammenstellung und Kritik aller diesbezüglichen Literatur geprüft. Einige der Thesen lauten:

These 2: In dem Maße, als sich die Sackgonaden zu Gonocölsäcken erweiterten, trat das primäre Trophocöl zurück, d. h. die metameren, zwischen die Gonocölsäcke eingekeilten Darmdivertikel des Gastrocöls verkürzten sich und schwanden, an ihrer Stelle einen Raum lassend, der sich mit aus dem Darm diffundierender, ernährender Flüssigkeit füllte. Dieser Raum war der erste Anfang des Blutgefäßsystems.

These 12: Die echten Blutgefäße haben ab origine keine anderen Wandungen als 1) die Gonocölwandung und eventuell 2) die Epithelwand des Darmes.

These 24: Der Theorie nach muß das als wichtiger Rest des Darmsinus zurückbleibende Darmgefäßnetz ursprünglich aus einfachen Rinnen zwischen Muscularis und Epithel des Darmes bestanden haben.

These 30: Die prädestinierten Stellen für die Hauptgefäßschlingen sind die intersegmentalen Septen.

Für diese letzte These finde ich beim Niederschreiben meiner Befunde wieder einen Beweis in der neuen Arbeit von Galvagni (47) über Ctenodrilus, der die Seitenschlingen in den Dissepimenten verlaufend schildert, wie er auch Rücken- und Bauchgefäß als einfach entstanden durch Spaltung des peritonealen Mesenteriums beschreibt, deren Wandungen folglich gebildet aus Intima und peritonealem Ueberzug. Von irgend welchen kontraktilen Elementen wird nichts erwähnt.

Aus meinen eigenen Befunden nun ergibt sich die Histologie bei Enchyträiden vorerst folgendermaßen: am Mitteldarm das drüsige, bewimperte Darmepithel (Fig. 1), dessen hohe cylindrische Zellen noch amöboiden Charakter haben, wie die schon erwähnten Fortsätze (Fig. 6 u. 8) es zeigen. Daß die Zellen auch exkretorische Funktionen ausüben, wie de Bock (36) u. A. vor ihm für mehrere Anneliden annahmen, konnte ich bei den von mir untersuchten Formen nie beobachten. Meist bildet das Epithel einen einfachen runden Schlauch, kann sich aber stellenweise in Falten legen.

Nach außen folgt der den Darm umspülende Sinus, dessen

Inhalt oft zwischen die einzelnen Darmepithelzellen eindringt. Er ist gegen außen hin begrenzt von einer strukturlosen Membran, der Basalmembran oder -cuticula des Peritoneums (vgl. LANGS These 12). Ein Endothel, wie noch DE BOCK (36) und neuestens auch SCHNEIDER (40) es annehmen, ist nirgends vorhanden, woraus sich um so leichter das von DE BOCK erwähnte und auch in meinen Objekten immer wieder zu findende Vorkommen amöboider, sonst für das Gefäßlumen typischer Zellen bei den Darmzellen erklärt. Deutlich zeigt sich der Mangel eines solchen auch dann, wenn die Darmepithelzellen, wie bei Mesenchytraeus namentlich (Fig. 8), von ihrer gegen den Sinus gekehrten Basis aus die oft erwähnten Fortsätze quer durch denselben hindurch gegen seine äußere Begrenzung aussenden, so daß der Sinus in zahlreiche, jedoch nicht scharf voneinander gesonderte Kanäle zerfällt. HESSE (16) gibt dieselben Bildungen für Stylaria und Fridericia Ratzelii an (Fig. 6), erklärt aber, wie gesagt, die fortsatzbildenden Zellen als besonderes Vasothel, eine Auffassung, die von seiner eigenen Zeichnung widerlegt wird. Dieselben Fortsätze bilden auch die von PIERANTONI (46) beschriebenen Gefäße um den Darm von Michaelsenia macroch. — Bei dem merkwürdigen Stercutus, wo die Darmzellen nur vereinzelt noch das Darmlumen mehr oder weniger ausfüllen, ist diese Abgrenzung in Kanäle streckenweise vollkommen, so daß sie dem Sinus ein perlschnurartiges Aussehen verleiht (Fig. 5, 9, 12). Aus dem Tatbestand aber bei Mesenchytraeus kann die Begrenzung dieser Perlen nicht als von einem besonderen Vasothel gebildet aufgefaßt werden. Es sind vielmehr auch hier die Basalmembran des Cölothels einer- und der Darmzellen andererseits, die ihre Entstehung verursachten. Die letzteren werden sich gewiß embryonal noch als kontinuierliches Epithel auffinden lassen und in diesem Stadium die innere Begrenzung geliefert haben. Die eben beschriebene Abgrenzung des Sinus in Kanäle mag als Anfang eines Gefäßplexus des Darmes aufgefaßt werden, wie man ihn tatsächlich bei höheren Anneliden an Stelle des Sinus vorfindet. VEJDOVSKY (13) erwähnt auch, daß das embryonale, sich zwischen Splanchnopleura und Hypoblast verästelnde Gefäßnetz von Lumbricus durch diese seine Lage an die Verhältnisse bei Enchyträiden erinnere. — Ob nun ein einfacher Sinus, oder aber einzelne Gefäße samt kompliziertem, weit verzweigtem Gefäßsystem vorhanden seien, mag zum Teil von der Größe des Tieres und dem daraus sich ergebenden längeren oder kürzeren Weg für die Blutflüssigkeit abhängen.

Auf die Basalmembran des Peritoneums lagert sich die Ring- und die Längsmuskelschicht des Darmes auf, beide aus der Peritonealhülle des letzteren hervorgegangen. VEJDOVSKY (13) hat ihre Entstehung für Rhynchelmis und Lumbriciden klargelegt. Ihre Identität mit dem Cölothel konnte ich besonders an einem Querschnitt durch Stercutus feststellen, indem dort ein senkrecht verlaufendes Septum mit einzelnen Muskelfasern und den dazu gehörigen Kernen (Fig. 7) der Darmmuskulatur samt Basalmembran zum Verwechseln ähnlich sieht. Die Lage des Sinus zwischen den zwei Muskelschichten, wie sie BERGH (33) neuerdings wieder angibt, ist somit ein Ding der Unmöglichkeit. Die Muskulatur bildet ein ausgeprägtes Gitterwerk (Fig. 17, 18) mit den Fasern nach außen hin aufsitzenden großen Kernen. Die Fasern sind bandförmig, selten nur an den Septen verzweigt, wo sie auch in besonderer Stärke und einander mehr genähert auftreten. Jede Faser ist aus zahlreichen Fibrillen gebildet. Daß es nicht Chloragogenzellen sind, die an ihrer Basis Muskulatur entwickeln (wie es für Rhynchelmis [13] beschrieben wurde), geht aus der Lage der Kerne hervor. Wie Fig. 17 zeigt, werden sie bei Längsschnitten alle in einer Horizontalen getroffen, während die Kerne des Chloragogens in wechselnder Lage sich in ihren Zellen vorfinden. Für die Entstehung der Fasern mag die von VEJDOVSKY (13) für Lumbricus beschriebene Art und Weise gelten. Die Muskelzellkerne sind groß, ziemlich hell und mit zahlreichen Chromatinkörnern versehen. Das Plasma der Zelle ist beinahe vollkommen in der Bildung der Fibrillen aufgegangen, wie das auch bei dem erwähnten Septenmuskel (Fig. 7) der Fall ist.

Dieser sogen. Darmmuskulatur sitzt nun die Schicht der Chloragogenzellen auf, ebenfalls nur eine besondere Ausbildung des Peritoneums, aus den Zellen herausdifferenziert, die zwischen den Muskelzellen übrig geblieben waren. Ihre Bedeutung für den Organismus ist im Abschnitt über Resorption besprochen worden. ROSA tritt entschieden gegen KÜKENTHALS Ansicht auf, wonach diese Zellen aus sich am Darm anheftenden cölomatischen Amöbocyten entstehen sollen, welche, sich festsetzend, die am Darm ausgeschiedenen Chloragogenkörner in sich aufnehmen, und 1903 äußerte er (41): „che il chloragogo tipico degli Oligocheti (e probabilmente degli annellidi in generale) non sia che un peritoneo modificato è cosa che omai mi pare fuori di dubbio.“ DE BOCK aber schließt sich in diesem Punkt mehr KÜKENTHAL an: „Au reste il ne me paraît pas absolument impossible de supposer que

les lymphocytes puissent se transformer en cellules chloragogènes. Mais ce n'est qu'une hypothèse.“ Schneider (40) aber weist folgende Stelle auf: „Die frei im Cölom verlaufenden Gefäße sind von einem platten Cölothel überzogen, das dorsal und lateral am Rückengefäß, sowie an den angrenzenden freien Abschnitten der Darmgefäße als Chloragogengewebe entwickelt ist.“

Bei Enchyträiden sind die Zellen dieses Gewebes annähernd birnförmig gestaltet, mit schmälerer, oft verzweigter Basis der Basalmembran angeheftet, entweder zwischen den Muskelfasern oder an manchen Stellen dieselben überbrückend (Fig. 1, 2). Da die Muskulatur gitterförmig durchbrochen ist, sitzen die Chloragogenzellen der Basalmembran in den weiten Lücken also direkt auf, so daß sie mit Leichtigkeit Stoffe aus dem Sinusblut aufzunehmen vermögen. Die Kerne sind wohlausgebildet, mit deutlichem Nucleolus. Ein Unterschied in der Kernbildung bei einem und demselben Wurm, wie er von de Bock (36) beschrieben wird, ist mir nirgends zu Augen gekommen. Ich kann auch nichts von einem Degenerieren der Zellen aussagen, dessen Folge die Abtrennung von Zellteilen (Cuénot, de Bock) und ihre Auflösung durch Phagocyten des Cöloms sein soll, denn solche abgetrennte Reste, wie sie von Schäppi (7) ebenfalls bei Ophelia radiata beobachtet wurden, konnte ich niemals im Cölom wahrnehmen. — Der Zellinhalt besteht aus wabigem Plasma, das erfüllt ist von zahlreichen Kügelchen einer ölartigen Substanz und nur wenige dunkle eingestreute Körnchen aufweist. Die kleinen Kugeln lassen sich namentlich deutlich nachweisen, wenn man nach Rosas (30) Angabe das auf dem Deckglas liegende lebende Tier rasch auf den mit einem Tropfen Osmiumsäure versehenen Objektträger aufdrückt. Der Leibesinhalt tritt aus dem Körper aus und mit ihm zahlreiche dieser Globuli, die aus den Chloragogenzellen hervorquellen. In Präparaten von Fridericien, Henleen und Mesenchyträen dagegen (Fig. 1, 2, 8) finden sich nur die leeren Plasmawaben mit den dunklen Körnchen, den cloragosomi Rosas (41). Die ölartige Substanz ist durch Xylol aufgelöst worden. Anders verhält es sich mit Stercutus (Fig. 9). Seine enorme Chloragogenschicht besteht aus Zellen mit großen und kleinen Kugeln in unendlicher Anzahl, diese aber bleiben in den Schnitten erhalten, was auf eine andere chemische Zusammensetzung deutet; daß sie aber im Organismus dieselbe Rolle spielen wie die Menge der Globuli bei den ersterwähnten Arten, ist bei der Resorption erläutert worden. Die Chloragogenzellen finden sich auf dem Mittel-

darm, auch vorn über die Septaldrüsen hinaus bis zwischen die Samentaschen reichend, in den hinteren Segmenten dagegen an Größe abnehmend, aber bis zum ektodermalen Enddarm immer vorhanden. Ebensowenig wie eine Degeneration vermochte ich Teilungen wahrzunehmen und muß daraus schließen, daß dieselben Zellen während des ganzen Lebens funktionieren, ohne Ersatz nötig zu haben. Daß dennoch nebeneinander stehende Zellen in Größe und Form variieren, mag genügend erklärt sein durch den jeweiligen größeren oder geringeren Reservevorrat, indem die eine Zelle schon davon an die Leibesflüssigkeit abgegeben hat, während die Nachbarin denselben noch unangetastet in sich trägt.

Aus dem Darmblutsinus entspringt bald post-, bald ante- oder intraclitellial das Rückengefäß, dessen Wandung sich mit unverkennbarer Deutlichkeit als Fortsetzung der Darmperitonealhülle erweist (Fig. 1). SALENSKY (5) sagt in seiner embryologischen Untersuchung: „Les vaisseaux sanguins (de Terebella) ne sont que des prolongements, de la cavité périgastrique, des appendices formées par la splanchnopleure.“ Aehnlich äußert sich UDE (19), und MICHEL (29) bezeichnet ihren Ursprung direkt als „intercoelomique“. Oft findet man Schnitte, wie Fig. 1 u. 5 sie darstellen, d. h. das Gefäß öffnet sich von Stelle zu Stelle in den Sinus, und dann geht seine Wandung einfach in die Muskel- und Chloragogenschicht des Darmes über. Daß das Lumen ebenfalls je als Ausbuchtung des Sinus auftritt, ist ein neuer Beweis gegen die Existenz eines Endothels. Wenn trotzdem MICHAELSEN und NUSSBAUM eine derartige Begrenzung erwähnen und abbilden, so kann ich nur sagen, daß es allerdings hier und da den Anschein hat, als existiere eine solche; beim Vergleich aber mit anderen Schnitten derselben Serie hat es sich immer nur als Grenzlinie des koagulierten Blutes gegen das leere Lumen hin erwiesen, oder aber hatte sich von den Darmzellen die Basalmembran gelöst, was aber immer ein deutliches Kunstprodukt war, denn die Zellen waren dann zugleich an ihrer Basis zerrissen. — Durch Zusammenschließen der Ausbuchtungsränder wird das Gefäß als gesonderter Kanal abgeschlossen. Auf diese Weise vollzieht sich überhaupt sein Austritt aus dem Sinus, es ist ein im Laufe der Entwickelung davon abgetrennter Teil, wie es auch von dem in gleicher Weise hier und da in den perienterischen Gefäßabschnitt sich öffnenden Bauchgefäß angenommen werden muß. Daß Bauch- und Rückengefäß embryonal als Verdickung der Splanchnopleura auftreten (13), spricht nicht dagegen; es wäre jene Verdickung einfach die Zusammenstoßstelle der rechts-

und linksseitigen Cölomblase, Vejdovsky erklärt die zahlreichen vorhandenen Kerne auch nur hypothetisch als „offenbar“ durch Vermehrung der dortigen Zellen entstanden. Aus all dem ergibt sich die Histologie des Rückengefäßes ohne weiteres: als innere Begrenzung ist wieder die Basalmembran der Cölomsäcke zu nennen, die Cuticula Berghs. Als weiterer Beweis mag die Tatsache gelten, daß Bergh selbst bei Lumbricus Stellen fand (34) „wo die bindegewebige Grundmembran eines Dissepimentes in die Innenmembran des Rückengefäßes sich unmittelbar fortsetzt“; diese Grundmembran ist aber identisch mit der Basalmembran des Cölothels jenes Segmentes. Und an anderer Stelle gibt er für das auf dem Darm festgeheftete Rückengefäß zu: „eine von dem Peritoneum gesonderte, selbständige untere Zellschicht des Gefäßes läßt sich aber auch in dieser Weise (d. h. an Schnitten) nirgendwo erkennen.“ — Auf die Cuticula folgt, soweit das Gefäß kontraktil ist, eine Ringmuskelschicht mit denselben bandförmigen Fasern, wie sie die Darmmuskulatur kennzeichnen (Fig. 27, 28, 29). Längsfasern sind nur ausnahmsweise zu sehen. Die Fasern nehmen gegen vorne an Zahl ab, um nach einigen Segmenten überhaupt zu fehlen. Auch sie treten, wie die Darmmuskulatur, an den Septen in besonderer Stärke auf. Zwischen ihnen finden sich teils Chloragogenzellen in der gewohnten Ausbildung, aber nicht so dichtgedrängt wie auf dem Darm, teils vereinzelte Epithelzellen, die vorne noch allein der Cuticula spärlich verteilt aufsitzen. Wie Bergh für Tubifex angibt, ist das Chloragogengewebe allerdings nur so weit vorhanden, als Fasern entwickelt sind, dagegen ist das Vorkommen der letzteren keineswegs an das Chloragogen gebunden, wie Bergh vermutet, vielmehr finden sie sich auf dem davon freien Gefäß noch eine Strecke weit in deutlicher Ausbildung (Fig. 19). Zellgrenzen zu erhalten war mir bei Enchyträiden nicht gelungen. Für Tubifex konnte ich sie mit Silberreduktion in derselben Ausbildung, wie die von Eberth entlehnte Fig. 23 sie darstellt, nachweisen. Die Silberbilder Eberths und wohl auch zum großen Teil diejenigen Berghs sind so zu deuten, daß auf der abgesonderten Basalmembran noch die Grenzen der sie einst erzeugenden Peritonealzellen zu erkennen sind. Die Zellen selbst finden sich nur vereinzelt noch vor, in modifizierter Gestalt um das Gefäß, d. h. als Chloragogen- und Muskelzellen. Die Verästelung der Silberkonturen erklärt sich aus eben dieser Form der ursprünglichen Zellen, wie schon Vejdovsky (14) sie beschreibt. Vielleicht ist die Silberimprägnierung bei ganz jungen Tieren leichter

ausführbar, da die die Membran liefernden Zellen noch nicht lange sich abgelöst haben, und würde sich derart mein Mißerfolg bei geschlechtsreifen Exemplaren erklären.

Aus eben der einfachen Grundmembran mit wenigen nach außen vorspringenden Kernen sind das Bauchgefäß und die drei Paar vorne frei vom Rückengefäß zum Bauchgefäß verlaufenden Seitenschlingen gebildet. Diese Leitungsgefäße können sich, wenn nicht mehr dissepimental gelagert, was das Ursprüngliche wäre, sekundär von den Septen frei gemacht haben. Eine andere Möglichkeit ihrer Entstehung wäre diejenige, die Vejdovsky (13) für Rhynchelmis beobachtete, die nämlich einer Ausbuchtung des Rückengefäßes, der ein Kern aufsitzt. Der Kern muß als einer Peritonealzelle zugehörig betrachtet werden, deren Basalsplatte, sich vergrößernd, die Ausbuchtung bedeckt; bei Erweiterung und Verlängerung der Aussackung aber reichte die eine Platte nicht mehr aus, Kern und Zelle teilen sich, um der Oberflächenvergrößerung folgen zu können, und derart wächst das Ganze zu einer Seitenschlinge aus. Was die primäre Veranlassung zur Ausbuchtung geben könnte, ist mir nicht klar. Jedenfalls kann das Peritoneum nach den erfolgten Auseinandersetzungen unmöglich als eine „rein sekundäre, accessorische Hülle der Gefäße“ angeführt werden, wie Bergh (34) dies tut, obschon er an anderer Stelle auf die merkwürdige Tatsache aufmerksam macht (33), daß Peritonealhülle und kontraktile Zellen an der Bildung der Cuticula des Rückengefäßes teilnehmen. Jene von Bergh durch Versilberung erhaltenen dunkeln, breit-ringförmigen Linien am Rückengefäß, die als Grenzen selbstkontraktiler Zellen gedeutet werden, können, nach meinen Schnittserien zu schließen, nichts anderes als Muskelfibrillen sein. Sie finden sich nämlich auf Querschnitten, welche mit Hämalaun-Eosin gefärbt wurden, als rötliche Punkte der Basalmembran außen anliegend (Fig. 28), genau so, wie sich die Längsfasern am Darm auf Querschnitten verfolgen lassen (Fig. 1, 2). Noch unverkennbarer aber bieten sie sich auf Längsschnitten als rötliche Bänder dar (Fig. 19). Auch dürfte nach Bergh sich je nur ein Kern auf einem Querschnitt vorfinden, was gar nicht immer der Fall ist (Fig. 21). Da, wo das Gefäß noch dem Darme angeschmiegt verläuft, sind die Faserbänder halbkreisförmig, am freien Gefäße aber bilden sie geschlossene Ringe. Der ganze, mit Muskulatur versehene Teil des Rückengefäßes kann als Herz bezeichnet werden. Selbstkontraktile Zellen konnte ich auch weiter vorn, wo die Fasern verschwunden sind, nicht auffinden, da die

Wandung durchweg nur aus der Membran besteht (Fig. 1, 2, 8), während kontraktile Zellen zur Ausübung ihrer Funktion gewiß einen Plasmaleib besitzen müßten. Dagegen scheint mir die Membran selbst, nach Beobachtungen am lebenden Tier zu schließen, sehr elastisch zu sein und passiv durch die hinten erzeugten Blutwellen ausgedehnt zu werden, um nachher wieder das normale Lumen zu umfassen. Daß auf diese Weise eine Erweiterung der Gefäße sowohl der Länge als der Dicke nach erfolgt, ist selbstverständlich, ebenso bei der scheinbaren Kontraktion eine Verengerung und Verkürzung, was von Bergh auf die Wirkung der Zellen zurückgeführt wird. Demgemäß verlieren die Wellen nach vorne zu und in die Seitenschlingen hinein immer mehr an Stärke. Aus dem noch primitiven Verhalten bei Enchyträiden ist ohne weiteres durch vermehrtes Auftreten der hier schon vorhandenen Muskulatur die starke Kontraktilität des Rückengefäßes und der Seitenherzen höherer Anneliden abzuleiten. Daß die sog. Darmmuskulatur in der ganzen Ausdehnung des Sinus nicht als solche allein funktioniert, sondern in den Dienst des Blutes gestellt ist, zeigt sich neben ihren antiperistaltischen Bewegungen daraus, daß beim Austritt des Rückengefäßes die Kontraktionen sich in derselben Stärke auf das letztere fortsetzen. Diejenigen des Darmes dagegen erfolgen von dieser Stelle an unregelmäßig in der Zeit und nach der Richtung. Durch die Bewimperung des Darmepithels ist ausreichend für die analwärts gerichtete Beförderung der aufgenommenen Nahrung gesorgt; zugleich werden die Cilien als Schutzapparat der zarten Darmzellen gegen die Sandpartikel des Darminhaltes funktionieren.

Im Lumen des ganzen Gefäßnetzes finden sich vereinzelte freie Zellen, die bald der Wanduug angeschmiegt, bald an ihr nur mit einem Plasmafortsatz befestigt oder auch gänzlich frei in der Blutflüssigkeit verteilt sind (Fig. 1, 8, 21). Von ihnen soll bei Betrachtung des Herzkörpers ausführlicher die Rede sein.

Die peritoneale Herkunft der Darm- und Gefäßmuskulatur ist nun allerdings sehr in Frage gestellt durch die Funde Ed. Meyers (37). Er wies an Larven von Psygmobranchus und Polygordius nach, daß frühzeitig in der Entwickelung neben den Mesodermstreifen zahlreiche mesenchymatöse Elemente die primäre Leibeshöhle erfüllen. Diese Elemente sind deutlich ektodermalen Ursprungs, klein, mit wenigem hellen Plasma, und haben einen „gewöhnlich ganz dunkeln chromatinreichen Kern“. Aus ihnen, die sich zwischen die einzelnen Mesodermblasen, sowie zwischen

diese und den Darm einzwängen, soll die dissepimentale Muskulatur wie auch die Ring- und Längsmuskulatur des Darmes entstehen. Da sie folglich auch zwischen die beiden Blätter des dorsalen und ventralen Mesenteriums eindringen und aus deren Delamination nach Meyer die Gefäße hervorgehen mit Resten der primären Leibeshöhle als Lumen, müßte auch die Ringmuskulatur der Gefäße folgerichtig von Mesenchymzellen abzuleiten sein. Wenn dem so wäre, müßte aber die Muskelfaserschicht überall außerhalb der Basalmembran des Peritoneums sich finden, was hier nie der Fall ist. Dagegen erwähnt Livanow (45) allerdings eine solche Lage für Lumbriculus. Da dies aber bei Enchyträiden nicht vorkommt, glaube ich schließen zu dürfen, daß es eben doch Peritonealzellen sind, welche die Fasern an ihrer Basis entstehen lassen. Die zerstreut im Gefäßlumen erwachsener Würmer vorhandenen Blutzellen aber könnten sehr wohl identisch sein mit diesen eingeklemmten Mesenchymelementen, denn ihre Form entspricht ganz der Beschreibung, die Meyer von den mesenchymatösen Elementen gibt. Camillo Schneider vertritt, wie gesagt, eine ganz andere Auffassung: Das Rückengefäß der Enchyträiden, als das niederer Oligochäten, wiese nach ihm auf: ein Endothel, darauf die Intimamembran und dieser nach außen angeheftet durch Versilberung kenntlich zu machende Zellplatten mit quergestreiften Muskelfibrillen an der Basis (es wären dies dieselben Zellen, die Bergh als röhrenförmig und selbstkontraktil beschreibt). Darauf läßt sich antworten, daß die Endothelexistenz entschieden bestritten werden darf, die auch im Vorkommen von Klappen und Herzkörper keine Stütze findet. Dann aber habe ich bei meinen Tierformen typische glattfaserige Muskelbänder gefunden, nirgends quergestreifte Fibrillen, welche über sich noch einen gut ausgeprägten Zellkörper aufzuweisen hätten. Leider gibt Schneider keinerlei Abbildungen.

Was dann die Entstehung der intravasalen Zellen und Zellgebilde anbelangt, wird von Salensky (5) bei Terebella die Herkunft des sogenannten Herzkörpers erwähnt als eines Rohres, das in den ersten Stadien vom Anfang des Rückengefäßes entspringt und in dessen Lumen hineinreicht, aber erst in einem etwas späteren Stadium sein Zentrallumen mit einer Oeffnung der Gefäßwand kommunizieren läßt. So kann das ganze Organ als Einstülpung dieser Wandung aufgefaßt werden, nur daß sich in der ontogenetischen Entwickelung diese Abstammung mehr oder weniger verwischt. Salensky weist noch darauf hin, daß der Herzkörper

von Claparède als identisch mit Chloragogenzellen aufgefaßt werde. — Horst (7) vergleicht den bei Chlorämiden aufgefundenen Strang mit den Divertikeln der Enchyträiden und hält die von Vejdovsky beschriebenen mäandrischen Gefäße an denselben für von Blut erfüllte Lakunen zwischen Strängen eines drüsenartigen Körpers, der, in seinen ersten Anfängen wie bei Henlea lept. aus differenzierten Darmzellen hervorgegangen, sich schon bei Buchholzia weiter modifiziert und das Schlußstadium im sogenannten Herzkörper der Chlorämiden erreicht habe; über seine physiologische Bedeutung läßt er sich nicht aus. — Michaelsen (8) gibt dann zu, daß einer solchen morphologischen Verwandtschaft nichts im Wege stehe, physiologisch dagegen seien sie durchaus verschiedenen Arbeiten angepaßt. Und in der folgenden Abhandlung (10), in der er speziell vom Mesenchyträenherzkörper spricht, lautet eine Stelle: „Derselbe muß wohl als Einwucherung des Darmepithels in das Rückengefäß und deshalb als homolog gewissen Organen bei anderen Enchyträiden, z. B. dem Darmdivertikel der Buchholzien, angesehen werden.“ 1888 (11) spricht er sich noch über die Funktionen dahin aus, daß sie als Klappe in Form eines kompakten Stabes die Energie der Rückengefäßpulsationen fördern. — Nusbaum (18) zweifelt stark an dieser Homologie; er denkt sich das fragliche Organ aus der Zusammenrottung der von ihm beschriebenen Blutzellen entstanden. — Beddard (20) wiederum läßt ihn aus der Verschmelzung von Klappen hervorgehen, die Klappen selbst aber wären nach ihm Proliferationen des Vasothels; eine andere große Möglichkeit seiner Entstehung sieht er doch auch in der Abstammung vom Buchholziadivertikel, das nach ihm, wie andere vom ihm als blood-glands betitelte Organe, sekretorisch tätig wäre oder in anderer Weise mit dem Gefäßnetz in physiologischer Beziehung stände, so etwa wie die Milz oder die Schilddrüse der Vertebraten. — Eisen (21), der eben solche blood-glands, Zellanhäufungen, in den Gefäßen der Speichel- und Septaldrüsen von Pontodrilus entdeckte, kann sie nicht anders denn identisch mit dem Herzkörper ansehen. — Cuénot (26) schreibt ihm Klappenfunktion zu, wie überhaupt den intravasalen Gebilden allen nach seinen Untersuchungen sowohl phagocytäre wie exkretorische Eigenschaften abgehen. Um die Bildungsstätte freier Blutzellen zu sein, findet er sie zu groß im Verhältnis zur geringen Zahl der flottierenden Elemente, deren Herkunft ihm ein Rätsel bleibt. Wichtige Gesichtspunkte finden sich vor allem bei de Bock (36). Dessen Untersuchungen be-

treffen namentlich Lumbriculus variegatus, und die Beschreibung, die er von den Herzkörperzellen gibt, stimmt nach seiner eigenen Aussage beinahe vollkommen mit derjenigen, die er von den Chloragogenzellen machen kann. Nur seien die Einschlüsse beider Zellarten verschieden, was vielleicht durch verschiedenes Aussehen derselben Substanz bedingt sein könne! Eine andere Zellanhäufung, wie er sie mehrmals in verschieden großer Ausbildung in einer ventralen Sinusbucht antraf, nimmt seine Aufmerksamkeit stark in Anspruch, da dort ein Sichloslösen amöboider Blutzellen stattzufinden scheint. Die Zellen der Ansammlung „rappellent plutôt l'aspect des leucocytes coelomiques", und einen dieser Leukocyten hat er an anderer Stelle die Sinuswand passieren, also von der Leibeshöhle in das Gefäß einwandern gesehen (Fig. 24). Aus den verschiedenen Zuständen, in welchen er sowohl Blutkörperchen als Herzkörperzellen traf, schließt er auf Transformationen des Plasma in beiden, und zwar so, daß diejenigen im Herzkörper nur die accentuierteren darstellen, daß aber die Blutkörperchen in ihrem weiteren Verhalten durch Einziehen der Pseudopodien und Bildung einer Membran genau den Zustand der Herzkörperzellen erreichen werden. „Les observations me font donc supposer que les éléments du corps cardiaque des Oligochètes ne sont que des cellules du sang metamorphosées, et qui, se plaçant dans le vaisseau dorsal, y forment l'organe en question." Etwas ganz Eigentümliches beschreibt er in Betreff der Sinus- und Gefäßwandung: Exkrete, welche das Darmepithel liefern soll, gelangen in den Sinus, von wo sie, um von Leukocyten phagocytär aufgenommen zu werden, durch „Sichöffnen der Sinuswand" in die Leibeshöhle austreten. Und ähnlich auch beim Rückengefäß, um die intravasalen exkretbeladenen Herzkörperzellen frei zu geben für die Phagocytose. Daraufhin vermutet er, daß die Kommunikation zwischen Herzkörperlumen und Leibeshöhle bei Terebella einen ähnlichen Zweck haben müsse. — Rosa hat ganz übereinstimmend mit de Bock in seiner Arbeit über Klappen (42) den Herzkörper auf einzelne Amöbocyten zurückgeführt, indem er ihn als ein Homologon der auf diese Weise entstehenden Klappen betrachtet.

Im Gefäßlumen der Enchyträiden finden sich also freie Zellen und geformte Zellgebilde. Die ersteren kommen bei allen Formen vor, auch bei den Herzkörperlosen, sie sind spärlich im Lumen verteilt, auch in den Sinus und zwischen die Darmzellen vordringend, selten in das Bauchgefäß. Sie stellen sich dar als kleine Zellen mit wohlausgebildetem Kern, der aber eines deutlichen Nucleo-

lus entbehrt, dagegen zahlreiche feine Chromatinkörner aufweist, die ihm ein dunkles Aussehen geben, wie Meyer (37) für die Kerne der Mesenchymzellen anführt. Da das Gefäß nirgends ein Endothel aufweist, muß ihr Ursprung anderswo gesucht werden, und dabei fällt der Blick auf die Septen (Fig. 22), auf dieselben Zellen, aus denen sich die Wanderzellen des Cöloms herausdifferenzieren. de Bock schreibt: „il se pourrait que nous n'eussions affaire qu'à une seule sorte d'amibocytes dont l'aspect différent ne serait dû qu'au milieu ambiant, le sang ou la lymphe."

Die Funktion aller Wanderzellen in der Leibeshöhle wird als exkretorische, phagocytäre (Cuénot, de Bock, Schneider) bezeichnet. Abweichungen im histologischen Aufbau und in der Kernbildung lassen verschiedene Funktionen sehr wahrscheinlich scheinen; chemische Reaktionen habe ich zur Untersuchung der Frage nicht angewandt, sondern mich auf das von verschiedenen Autoren Bestätigte gestützt.

Unter dem eigentlichen Herzkörper nun versteht man kontinuierliche Stränge von Zellen, die als kompaktes Organ fest an der ventralen Gefäßwand sitzen. Ihre Herkunft und physiologische Bedeutung ist für die Oligochäten noch nicht ermittelt worden. Bei den Arten, die mir für die Untersuchung zur Verfügung standen, Mesenchytraeus und Stercutus, ist die Ausbildung noch nicht in dieser typischen Weise erfolgt; die Zellen sind nur zu 2—3 im Querschnitt anzutreffen, weisen der Länge nach oft Lücken zwischen sich auf und erstrecken sich bis zwischen die Septaldrüsen hinein. Von den freien Blutzellen unterscheidet sie das in größerer Menge vorhandene ganz helle Plasma, namentlich aber der Kern, der übereinstimmend bei Mesenchytraeus und Stercutus bei Beobachtung mit der Immersion eine eigentümliche, unregelmäßig gelappte Form zeigt (Fig. 5, 8, 9). Diese Form kann jedenfalls darauf hinweisen, daß die Zellen in irgend einer Art lebhaft arbeiten, regen Stoffwechsel haben. Denn Korschelt (12) wies nach, wie solche anormale Kerne bei Nahrungsmaterial aufnehmenden Eizellen von Insekten, sowie lebhaft secernierenden Zellen derselben Tierform vorkommen.

Ebenso führt Verworn (28) drei Autoren an: Mann und Lugaro, welche an ermüdeten und ruhenden Ganglienzellen neben gleichzeitiger Chromatinabnahme unregelmäßig konturierte Kerne fanden, während Heidenhain an Speicheldrüsen beobachtete, wie sich die Kerne in der Form veränderten. Was also die Funktion anbelangt, kann der Oligochätenherzkörper sehr wohl ein physio-

logisches Aequivalent desjenigen der Polychäten sein, da auch de Bock bräunliche Einschlüsse darin fand. Seine Entstehung dagegen, vermute ich, habe sich auf folgendem Wege vollzogen: Von den Wanderzellen des Cöloms werden immer einige besonders stark chemotaktisch durch die reichhaltige Hämolymphe des Rückengefäßes angezogen werden. Infolge ihrer amöboiden Eigenschaften vermögen sie sicherlich die dünne Basalmembran zu passieren. Ich glaube mehrmals in die Membran eingelagerte typische Blutzellenkerne gefunden zu haben (Fig. 21), der Wandung außen oder innen dicht anliegende werden häufig gefunden. Eine solche Einwanderung stellt de Bocks Fig. 24 dar. Sind die Blutzellen aber, wie ich nach Meyers Arbeit (37) fast noch eher vermuten darf, die nicht in Muskelzellen umgewandelten primären mesenchymatösen Elemente, so wäre eine Einwanderung überhaupt unnötig. Welcher der beiden Fälle nun der Wirklichkeit entspricht, kann allein auf ontogenetischem Wege nachgewiesen werden. — Einmal in den Blutstrom gelangt, hat das Vorkommen zwischen Darmzellen nichts Verwunderliches mehr. Bei Buchholzia, wo einem solchen Vordringen durch das Divertikel eine Grenze gesetzt wird, finden sich die Blutzellen denn auch auffallend zahlreich im Anfang des Rückengefäßes (Fig. 3). — Sie mögen in den Gefäßen ihre exkretorische und phagocytäre Funktion teils noch ausüben, weshalb Nusbaum ihnen den Namen „Blutdrüsen“ beilegt. Doch muß im Laufe der Zeit diese Arbeit notwendigerweise aufgegeben worden sein, da sie sich wohl mit Exkret anfüllen konnten, dasselbe aber nicht mehr leicht wie im freien Cölom an die Segmentalorgane abzugeben vermochten. So wird ihre sekretorische Arbeit mehr Platz ergriffen haben, wodurch sie zur Spaltung des vom Darmepithel gelieferten Chylus beizutragen vermögen. Um nicht vom Blutstrom immer wieder von günstiger Nahrungsquelle am Anfang des Gefäßes weggerissen zu werden, wäre eine Anheftung an der ventralen Wand desselben das Vorteilhafteste und am ehesten Mögliche, denn sie wird, solange das Gefäß dem Darm fest anliegt, von den Kontraktionen am wenigsten in Mitleidenschaft gezogen. — Ein solches Stadium nun bezeichnen wohl Stercutus, sowie die mit schwach ausgebildetem Herzkörper ausgestatteten Mesenchyträen, wie M. setosus, und die von Michaelsen untersuchten M. Beumeri, flavidus und falciformis. Als Rest eines aus dem Darmdivertikel hervorgegangenen Herzkörpers kann er in dieser langgestreckten, nicht kontinuierliden Form unmöglich angesehen werden. Das Plasma ist heller als das der

Blutkörperchen, und die Kerne zeigen erst jetzt bei festsitzenden Zellen die charakteristische gelappte Form. Auch an Chloragogenzellen erinnert er gar nicht. de Bock (36), der für Lumbriculiden die große Aehnlichkeit hervorhebt, macht Einschränkungen für Enchytr. humicultor, wo die Einschlüsse in den Herzkörperzellen nur in verschwindend kleiner Zahl vorkommen. Obwohl er nun die Herzkörperbestandteile als Abkömmlinge von Blutzellen auffaßt, läßt er doch durch seine Aussage von einem periodischen Sichöffnen der Gefäßwand und dem dadurch bedingten unmittelbaren Aneinanderstoßen des Chloragogenbelags und des Herzkörpers (die dann nicht voneinander zu unterscheiden seien), den Gedanken zu, daß es sich am Ende um wirkliche Einwanderung von Chloragogenzellen zur Bildung des intravasalen Organes handeln könnte. — Dieser Schlußfolgerung kann aber sofort begegnet werden, wenn man, wie es fast nicht anders möglich ist, jenes Oeffnen des Sinus sowohl wie der Gefäßwand als Kunstprodukt ansieht. Die Innenmembran der Gefäße ist ja eine Cuticula, die dieselbe einst bildenden Zellen, welche die Wunde wieder zu verschließen hätten, sind gar nicht mehr überall vorhanden. Auch ist es kaum denkbar, daß ein so wohlabgeschlossenes System, wie das der Blutgefäße, zur Ausübung irgend welcher Funktion zu solch gewaltsamen Mitteln greifen müsse. Weder bei Mesenchytraeus noch Stercutus konnte ich je so etwas beobachten, habe auch nie Einschlüsse in den Herzkörperzellen vorgefunden. — Daß Teilungen der Blutzellen im freien und festsitzenden Stadium vorkommen, ist anzunehmen, denn solche wurden von verschiedenen Autoren (de Bock, Cuénot) an ihnen wie auch an den Cölomzellen beobachtet. Es wäre auch kein Grund vorhanden, diese Eigenschaft inmitten der nahrungsreichen Flüssigkeit zu verlieren. Ich selbst konnte dies leider nie mit Sicherheit feststellen, was wohl einem Zufall zuzuschreiben sein dürfte. Teilungen aber ergeben die Möglichkeit einer im Laufe der Zeit erfolgten Ausbildung eines vielzelligen Herzkörpers, eines dicken, kompakten Stranges. Daß tatsächlich die mit ihm wohl identischen Klappen der Lumbriciden in Jugendstadien aus nur 2—3 Zellen amöboiden Charakters bestehen, ist neuerdings von Rosa (42) entdeckt worden: „Queste cellule iniziali delle valvole erano affatto indistinguibili dai giovani ameboidi che si trovano qua e là nel vaso stesso.“ Leider war ich nicht in der Lage, Formen mit stark ausgebildetem Herzkörper, wie er Mesenchytraeus primaevus und mirabilis zukommt, untersuchen zu können. Michaelsen aber erwähnt weder bei ihnen,

noch bei Mes. setosus und flavidus die auffallende Kernbildung welche ich bei letzteren auffand.

Vom vorbeiflutenden Strome werden wohl neugebildete Zellen losgelöst werden, um als Blutzellen frei sich zu bewegen und in höheren Formen typische Blutkörperchen zu bilden. Bei Enchyträiden sind es eben erst ungefärbte, noch nicht den Gasaustausch vermittelnde Blutzellen, Wanderzellen der Vasa, identisch jenen des Cöloms. Der Bildungsherd der eigentlichen Blutkörperchen höherer Anneliden ist dann allerdings kein Herzkörper mehr, sondern die für verschiedene Formen beschriebenen Klappen, Blutdrüsen, intravasalen Lymphorgane etc., während früher die Gefäßwand als Mutterboden dafür betrachtet wurde. Solche Lymphorgane kann man auch in ventralen Sinusausbuchtungen entstehen sehen, wie de Bock (36) eine solche Zellanhäufung beschreibt. Einen Anfang dazu mag meine Fig. 5 veranschaulichen.

Für den Herzkörper, wohl auch zum großen Teil für alle intravasalen Bildungen ist eine dreifache Funktion anzunehmen:

1) aus der Form der Kerne zu schließende sekretorische Tätigkeit;
2) sind sie der Mutterboden freier Blutzellen, Blutkörperchen;
3) werden alle als Klappen gute Dienste leisten, wie sich denn schon bei Fridericien die Blutzellen sehr oft an der Austrittsstelle des Rückengefäßes aus dem Sinus stationiert finden, ein Vorkommen, aus dem sich leicht typische Klappenbildung ableiten läßt.

Um nochmals auf Rosa zurückzukommen, möchte ich wenigstens seinen Gedanken über den Ursprung der Amöbocyten beifügen: „È estremamente probabile che tanto le prime cellule delle valvole, quanto i primi amebociti si siano in prima origine staccati dalle pareti interni dei vasi. Non possono essersene staccati che in un epoca in cui nei vasi non si era ancora formata la cuticola anista che internamente li riveste. Lo strato che può aver dato origine ad essi non può essere stato lo strato esterno peritoneale, ma invece lo strato interno, quello stesso, che dà origine alla cuticola.“ Er hält also an der Existenz eines Vasothels fest, und daraus hat sich ihm dieser Gedanke über die Herkunft der Blutzellen ergeben. Wenn er aber, wie es als erwiesen angesehen werden darf, die Cölomsackwandungen als alleiniges, die Bluträume begrenzendes Gewebe anerkannt hätte, wäre ihm die Annahme einer Abstammung aus dieser Begrenzung ferner gelegen. Denn, so gewiß es leicht denkbar und auch erwiesen ist,

daß sich Zellen der Cölomsäcke in deren Lumen hinein loslösen, auch einer Annahme frühzeitiger Zellauswanderung in den extracölomatischen Bezirk prinzipiell nichts im Wege steht, so muß doch in diesem Falle, wie schon erwähnt, weit eher auf die primären Mesenchymzellen geraten werden. Anders verhält es sich, wenn von Ausstülpungen des ganzen kontinuierlichen Epithels die Rede ist, womit ich auf die zusammenfassende Abhandlung meines hochverehrten Lehrers, Herrn Prof. A. Lang, zu sprechen komme, diesen großen Versuch einer auf einheitlichen Prinzipien aufgebauten Gewebelehre des Zirkulationssystems. Sie hat meiner Arbeit die wegleitenden Gedanken gegeben, und meine Befunde sind ebensoviele Bestätigungen der darin aufgestellten Theorie geworden. Einzig was die Bildung des Oligochätenherzkörpers anbelangt, kann ich mich der dort enthaltenen Auffassung nicht anschließen. Eine der Thesen lautet nämlich: „Zu den endotropischen Bildungen der Cölomwand (Lymphdrüsen, Phagocytärorgane, Lymphkörperchen u. s. w.) gesellen sich analoge exotropische hinzu, die sich vielfach in die Lichtung der Gefäße hineinproduzieren. Solche exotropische Bildungen, gleichsam Cölothelhernien, sind die Herzkörper, die Klappen und verwandte Zellwucherungen; sie entsprechen den endotropischen Phagocytär-, Chloragogen- und Lymphoidorganen der Gonocölwand.“ Für Polychäten verhält es sich genau so; auch für Hirudineen ist es kürzlich von E. Arnesen (44) sehr glaubwürdig gemacht. Für Oligochäten, wie gesagt, muß ich, nach den Präparaten zu schließen, den Herzkörper und andere intravasale Gebilde als identisch mit den Amöbocyten des Blutes erklären. Die Blutzellen selbst entstehen des weiteren durch Ablösen von den Zellwucherungen, vielleicht aber sorgen sie im freien Zustande schon für Ersatz, was Rosa (42) neuerdings für sehr wahrscheinlich hält, da er die Klappen nie anders als scharf konturiert aufgefunden hat.

Nach den eben angeführten Beobachtungen an Enchyträiden mußte mein besonderes Interesse auf die wasserbewohnenden Naididen fallen, namentlich auch, weil sie speziell die Grundlage von Berghs detaillierten Untersuchungen bildeten.

Vor allem untersuchte ich die lebenden Tiere. Bei Stylaria lacustris und Chaetogaster diaphanus hat sich das Rückengefäß in seinem ganzen Verlauf vom Sinus losgelöst, liegt, aber ausgenommen seinen vordersten Teil, immer noch dem Darme angeheftet auf dessen dorsaler Seite auf. Was die Kontraktionen anbelangt, so ver-

laufen dieselben bei Stylaria bis zu jener vorderen Region genau synchronisch mit denen der darunter liegenden Darmpartien, d. h. dieselbe Kontraktionswelle verengert den Darm und mit ihm das Rückengefäß; erst etwa vom 8. oder 9. Segment an hat jedes der beiden Organsysteme seine eigenen Bewegungen. Bei Chaetogaster ist die diesbezügliche Trennung auf der ganzen Länge durchgeführt, wenn auch von Stelle zu Stelle die Kontraktion wieder gemeinsam sein kann. Die Bewegungen am Rückengefäß beider Tierformen sind rhythmische kräftige Kontraktionen und diesen folgende langsame Ausdehnungen, wobei am ganz ausgedehnten Gefäß keinerlei Struktur zu beobachten — ausgenommen die außen anliegenden Kerne — dasselbe im Gegenteil wasserklar durchsichtig ist. Bei erfolgender Kontraktion gehen einige Stellen in der Verengerung voran, zeigen auch oft feine Linien, während die dazwischen liegenden eher passiv nachgezogen erscheinen, und das total kontrahierte Gefäß eine starke Fältelung seiner Begrenzung aufweist. Erst nachdem ich Schnitte konsultiert hatte, wurde mir die Art der Bewegung ganz klar, und will ich deshalb vorerst auf diese zu sprechen kommen.

Die Schnitte nun frappieren sofort durch ihre durchgehende Uebereinstimmung mit den durch Enchyträiden geführten. Das Rückengefäß ist auch hier nichts anderes als ein vom Sinus mehr oder weniger abgelöster Teil, immer wieder auf kürzere oder längere Strecken offen in ihn übergehend (Fig. 10, 14, 15, 16). Stellenweise, wo der Sinus auch sonst Ausbuchtungen zeigte, war er kaum von jenen zufällig durch besondere Druckverhältnisse entstandenen zu unterscheiden (Fig. 15, 16). — Daraus schließe ich, daß es überhaupt vorwiegend seitliche Drucke gewesen sein müssen, die zur Abspaltung isoliert verlaufender Bauch- und Rückengefäße geführt haben müssen. — Dieselbe feine Basalmembran bildet die innere Umgrenzung. Ihr sitzen von Stelle zu Stelle dunkle Kerne auf, welche zahlreiche Chromatinkörner enthalten und nur von wenig Plasma eingerahmt sind. Sie finden sich meist an der dorsalen Begrenzung, bald rechts, bald mehr links, auch nicht immer nur in Einzahl auf demselben Schnitt, wie Fig. 15 zeigt; wobei nicht zu entscheiden ist, wie weit die Membran dem Rückengefäß und von welcher Stelle an sie dem Sinus zugehören mag und welche Kerne noch als zu Gefäßzellen gehörig gerechnet werden müssen. Der Sinus selbst ist gegen innen zu abgegrenzt durch das bewimperte Darmepithel. Es war mir ebensowenig wie bei Enchyträiden möglich, eine als besonderes Sinusendothel auffaßbare

Zellschicht aufzufinden, denn wenn sich auch hie und da die Basalmembran löst und als feines gefaltetes Häutchen in den Sinus ragt, so erweist es sich durch die immer an derselben Stelle zerrissenen Darmzellen als deutliches Artefakt. Dunkle Kerne, die am Grunde des Darmepithels auftreten, gehören deutlich zu Darmzellen selbst, und zwar zu den resorbierenden, während die mehr gegen das Lumen gerückten secernierenden Darmdrüsenzellen helle Kerne mit Nucleolus aufweisen (Fig. 13). Den äußeren Abschluß des Sinus bildet die Peritonealhülle, deren Zellen teils Muskelzellen, teils Chloragogenzellen geworden sind; beide Modifikationen springen deutlich außerhalb des Peritoneums in das Cölom vor. Diese Muskelzellen sind es, welche auch hier die Darmmuskulatur ausmachen, die gitterförmig wie diejenige der Enchyträiden für eine ausgiebige Peristaltik des Darmes sorgt, d. h. für die Antiperistaltik, denn peristaltische Bewegungen treten nur ausnahmsweise auf; höchstens an dem, vom Deckglasdruck befreiten vorderen Darmabschnitt, über dem das Rückengefäß frei verläuft, können sie auch normal auftreten. — Die Chloragogenzellen finden sich auch noch auf dem Rückengefäß, besonders bei Stylaria lac., doch nie dicht stehend wie auf dem Darm. Sie weisen ein staubartiges, dunkles Pigment auf; von Fettkügelchen war nichts aufzufinden, auch nichts von Waben im Plasma, in denen solche durch Xylol vielleicht entfernte Substanzen hatten gelegen sein können. Die gleiche Cuticula bildet Bauchgefäß und Seitenschlingen, wie sie bei Chaetogaster in einem, bei Stylaria in zwei Paaren hinter dem Oesophagus die beiden Hauptstämme verbinden. Vergebens suchte ich Zellgrenzen sichtlich zu machen; die Silbermethode brachte mir nur das eine, in Fig. 29 wiedergegebene Bild, d. h., feine quer oder etwas schief zur Längsachse des Gefäßes verlaufende Linien; Kerne waren nicht sichtbar geworden.

Einen schönen Schritt weiter brachten mich aber Längsschnitte. Fig. 26 und 37 beziehen sich auf Stylaria, Fig. 31, 32 und 33 auf Chaetogaster. Am meisten bieten sich Bilder, wie Fig. 31, d. h. die feine Cuticula als alleinige Begrenzung und ihr angeschmiegte Kerne mit spärlichem Plasma. Tangentiale Schnitte aber, die eine Strecke weit durch die Gefäßbegrenzung selbst geführt sind, decken nun den eigentlichen Bau auf: Schmale Linien durchlaufen den Schnitt, und da, wo auch Kerne getroffen sind (Fig. 26), gehen immer 2—3 solcher Bänder von einem Kern aus; daneben kommen solche Linien aber auch den zwischen den Kernen gelegenen Partien zu. Alle diese Linien können nichts anderes sein als kon-

traktile Fibrillen. Wo nur die Cuticula noch angeschnitten ist, stellen sie sich als aufeinander folgende Punkte dar (Fig. 32), genau wie die durchschnittene Darmmuskulatur der Peritonealhülle (Fig. 36), nur in feinerer Ausbildung. Hält man das Bild eines Enchyträidengefäßes daneben (Fig. 19), so besteht ein Unterschied lediglich in der dort stärkeren Ausprägung der Fibrillen, prinzipiell ist kein solcher zu konstatieren. Es haben sich also bei den Naididen die einzelnen, die Muskulatur der Gefäße liefernden Zellen noch nicht je in ein starkes Fibrillenbündel umgewandelt, sondern eine kontraktile Zelle hat mehrere noch gesondert verlaufende Fasern ausgeschieden. Nur in einem einzigen Fall waren auch Längsfasern bemerkbar (Fig. 33), ganz ebenso wie sie bei Enchyträiden weit spärlicher auftreten als die dort kräftig entwickelten Querbündel. Die Linien, die ich an dem einen Silberpräparat auffand, können folglich nichts anderes sein als kontraktile Fibrillen, da sie genau mit den am Lebenden aufgefundenen übereinstimmen. Allerdings sind sonst nur Kittsubstanzen der Silberimprägnierung zugänglich, doch kann man sich wohl denken, daß die erst so weit differenzierten Fibrillen ebenfalls durch Silber imprägniert werden könnten, ähnlich wie Methylenblau sowohl Zellgrenzen als Muskulatur sichtbar machen soll.

So glaube ich, für die Naididen alle von BERGH gegebenen „Zellgrenzen“ ebenso deuten zu dürfen, als Muskulatur in Form ring- und halbringförmiger Fasern, zwischen denen durch Behandlung mit Silberlösung das Plasma geschrumpft ist, wodurch die Fibrillen selbst leicht gewellt wurden. Da die dem Gefäß aufsitzenden Kerne bei Naididen weit häufiger auftreten, ist wohl anzunehmen, daß die dazu gehörigen Zellen allein die Cuticula bildeten, bevor sich ihr Plasma weiter zu Fibrillen umänderte, und nur an dem nicht kontraktilen Bauchgefäß wären gleich wie bei Enchyträiden die Zellen zum größten Teil verschwunden, nur ihre Basalplatten als Gefäßbegrenzung zurücklassend.

Erwähnen möchte ich noch die auf Schnitten zur Ansicht gelangenden intravasalen Zellen (Fig. 13, 14), kleine Gebilde mit dunkeln Kernen, die bald an der Wandung sitzend, bald frei im Gefäß angetroffen werden. Sie treten nicht zahlreich auf, aber in der Art ihrer Ausbildung unterscheiden sie sich absolut nicht von den freien Blutzellen der Enchyträiden. Auch ihr Ursprung kann nur ontogenetisch aufgedeckt werden.

Nach diesen Befunden ging ich wieder zur Beobachtung am Lebenden über. Daß die Bewegungen an Darm und Gefäß zum

großen Teil synchronische sind, erklärt sich nun leicht aus der beiden gemeinsamen Peritonealhülle, die am Darm die Muskulatur, am Gefäß aber dessen Wandung mit Fibrillen bildet. Wenn das Tier, wie es für die Beobachtung des Rückengefäßes nötig ist, einem gewissen Druck des Deckglases ausgesetzt wird, so wechseln oft peristaltische mit den normalen antiperistaltischen Bewegungen ab, und dann zeigt es sich besonders schön, ob noch eine offene Verbindung zwischen Rückengefäß und Sinus vorhanden ist oder nicht, d. h. im ersteren Fall weist dann auch die Kontraktion am Gefäß eine rückläufige Welle auf, im zweiten Fall aber konserviert es im Gegensatz zur Peristaltik des Darmes seine normale Bewegung. Die oben erwähnten, bei Kontraktionen vorangehenden Stellen sind jedenfalls Insertionspunkte von Fibrillen, welche am lebenden Tier hier und da als feine dunkle Streifen sichtbar werden (Fig. 34, 35). Je stärker sich das Gefäß kontrahiert, um so deutlicher treten die Kerne hervor, während sich zugleich die Außencuticula in zahlreiche Falten legt. Fig. 35a, b, c zeigen 3 Kontraktionsstadien mit dem dichter zusammengedrängten Plasma und Gefäßinhalt bei c (die schraffierte Fläche deutet den Darm an). Daß die Linien kontraktile Fibrillen sind, war besonders schön an einem Exemplar zu sehen, das durch den Druck des Deckgläschens seine rhythmischen Kontraktionen aufgegeben hatte und nur stoßweise Bewegungen ausführte. Die leichte Einbuchtung (Fig. 38a) am Gefäß vertiefte sich nun bei jeder Zuckung (Fig. 38b), wobei die Fibrille selbst je als schwarzer Faden sichtbar wurde, so daß es aussah, als würde ruckweise an eben diesem Faden ein Zug ausgeübt. Die darunter liegende Darmwand aber blieb dabei ruhig, und so verkürzte sich nur der Abstand zwischen ihr und der Einbuchtung. Die Silberlinien Berghs nun gehen ebenfalls von besonderen Einkerbungen aus, was wieder für eine fibrilläre Natur eher als für ihre Identität mit Zellgrenzen spricht. Wären es nämlich Zellgrenzen, so müßten sich diese als nicht kontraktil beim Zusammenziehen des Gefäßes in Falten legen oder gar als herausstechende Linien zwischen den eingesunkenen kontraktilen Zellpartien stehen bleiben. Nie ist dies der Fall, und die sichtbar werdenden dunklen Striche sind immer straff angezogen. Es war mir auch nicht klar, wie ich mir die Struktur einer solchen „selbstkontraktilen“ Zelle Berghs anders vorzustellen hätte, als mit mehr oder weniger differenzierten Fibrillen. Eine allgemeine Kontraktionsfähigkeit des Plasmas selbst, bedingt durch leichte Verschiebbarkeit seiner Teilchen gegeneinander, wie bei einem Protisten,

könnte niemals so energische Bewegungen hervorrufen, wie sie Rückengefäß und Seitenschlingen eigen sind. Es ist auch, dem Ursprung aus der Peritonealhülle nach zu schließen, kaum wahrscheinlich, daß nur je eine Zelle den Umfang der Gefäße bilde, dagegen spricht des weitern das öftere Vorkommen mehrerer Kerne auf demselben Schnitt (Fig. 15).

Daß zugleich Verengerung und Verkürzung eintritt, hat beim Rückengefäß seinen Grund wohl in der oft schiefen Anordnung der Fibrillen, die bei ausgedehntem Gefäß, annähernd strahlig von der kürzeren, dem Darm anliegenden ventralen Seite konvergierend um das sich erweiternde Gefäß herumgreifen. Eine allgemeine Kontraktilität des Plasmas mag noch zu Hilfe kommen, sowie namentlich der Umstand, daß nach erfolgter Kontraktion das Gefäß durch die von hinten kommende Flüssigkeit wieder ausgedehnt wird, und zwar bis zum äußersten Punkt seiner Dehnungsmöglichkeit, d. h. jede einzelne Zelle nimmt dann eine größere Fläche ein als im normalen Zustand. Ist die Blutwelle dann vorbei, so verschwindet zuerst die Spannung; die Gefäßwand ist folglich jetzt schon in beiden Richtungen verkürzt, was durch die gleich darauf folgende Kontraktion der Fibrillen noch eine Steigerung erfährt. — Alle drei Gründe haben auch Gültigkeit für die Seitenschlingen. Daß die Verkürzung hier noch auffallender zu sein scheint, ist mir zum guten Teil daraus erklärlich, daß zugleich mit dem Seitengefäß sich dessen Ursprungsstelle am Rückengefäß stark kontrahiert, dasselbe an sich zieht und dadurch aus dem gewundenen Verlauf in einen mehr oder weniger gestreckten überführt, was bei nur stellenweiser Betrachtung der Seitenschlinge einer starken Verkürzung gleich sieht.

Um nochmals auf Bergh zurückzukommen, kann ich mich seinen „Gedanken über den Ursprung der wichtigsten geweblichen Bestandteile des Blutgefäßsystems“ nur anschließen. Es heißt dort: „es bildeten sich in der primitiven Leibeshöhle Kanäle aus, in denen durch Kontraktilität der Wandungen die Blutflüssigkeit herumgetrieben wurde. Bei fortschreitender Entwickelung konzentrierte sich die Kontraktilität auf bestimmte Abschnitte des Röhrensystems, während die übrigen Teile die Kontraktilität einbüßten. Dafür bildete sich aber die Wandung der nicht kontraktilen (kleinen, dünnen Gefäße) in ein neues Gewebe, ein Epithel oder ‚Endothel‘ aus, und fand also die Entstehung dieses Gewebes in den Teilen statt, in denen der lebhafteste Austausch von Stoffen zwischen Blut und Geweben stattfindet. Ich glaube auch in Uebereinstim-

mung mit den Physiologen zu sein, wenn ich die Bedeutung der Ausbildung eines ‚Endothels‘ in den kleinsten Gefäßen darin sehe, daß dadurch ein den Stoffaustausch regulierendes Gewebe hergestellt wurde.“ Nur sehe ich die Kontraktilität statt durch selbstkontraktile Zellen durch Muskelfasern herbeigeführt, weshalb auch die kleinen Gefäße sie nicht erst einbüßen müssen, um den Stoffaustausch zu ermöglichen, vielmehr durch die bei Enchyträiden und Naididen nur durch eine Basalmembran gebildete Wandung von vornherein für den Austausch befähigt sind. Die die Membran bildenden Zellen sind bis auf wenige verschwunden; möglich wäre es, daß sie nach Lösung ihrer ersten Aufgabe sich an der Exkretion und Phagocytose beteiligten, zur Ausübung dieser Funktion aber zu freien Lymphzellen des Cöloms werden mußten.

Zusammenfassung.

So kann ich die Gefäße folgendermaßen bezeichnen: Lücken zwischen Darmepithel und dem die Muskulatur und das Chloragogengewebe liefernden Peritoneum soweit es den Darmsinus anbetrifft; Lücken zwischen den rechtseitigen und linksseitigen Cölomsäcken oberhalb und unterhalb des Darmrohres, was Rückengefäß und Bauchgefäß anbelangt, wobei an beiden das gesamte Peritoneum eine Basalmembran, Cuticula, lieferte. Am Rückengefäß differenzieren sich einzelne Zellen eine Strecke weit zu Muskelfasern oder werden zu Chloragogenzellen, während beinahe alle übrigen ihre Grundmembran verlassen, vielleicht um als Lymphzellen des Cöloms weitere Funktionen auszuüben. Die wenigen, übriggebliebenen stellen Zellen mit geringem Plasmaleib und kleinen dunklen Kernen vor. — Bauchgfäß und Seitenschlingen weisen nur die Basalmembran und diese vereinzelten nach außen vorspringenden Zellen auf. — Die Amöbocyten des Blutes stellen entweder aus der Leibeshöhle eingewanderte Lymphocyten dar, oder, was wahrscheinlicher ist, sind sie ableitbar von embryonal zwischen Darm und Cölomblasen eingedrungenen Mesenchymzellen die dann, an der ventralen Gefäßwand sich anheftend und sich vermehrend, in einigen Formen einen Herzkörper bilden. Dessen Funktion ist sowohl die einer Klappe, wie auch einer sekretorischen Drüse.

Eine Bemerkung muß ich noch hinzufügen: Demnächst erscheint eine im hiesigen zoologischen Institut ausgeführte Arbeit von M. Fernandez über das Blutgefäßsystem der Tunicaten (48). Für die Ueberlassung der Korrekturbogen sei dem Autor hier noch

mein bester Dank ausgesprochen. — Er kommt bei seinen Untersuchungen zu dem Resultat, daß ein Endothelbelag im Tunicatenherz vorhanden ist. Dieser Belag ist bindegewebiger Natur, soll von mesenchymatösen (dem Parenchym der Platoden homologen) Zellen abstammen und stellenweise sich als feine Struktur- und kernlose Membran darbieten, eine Verdichtungsmembran des Bindegewebes, zu der alle Uebergänge von losem Bindegewebe über abgeplattetes, endothelartiges, mehr oder weniger mit Kernen versehenes hinführen. Die Mukulatur des Herzens dagegen ist sekundär dazu gekommen, ist modifizierte Cölomwandung. Das ganze übrige Gefäßsystem aber wäre nach M. Fernandez nur aus den primären Elementen des Körperbindegewebes aufgebaut, inbegriffen die Muskulatur der Gefäßwandungen.

Nach mündlichen Mitteilungen, die mir der Autor während seiner Untersuchungen machte, sah ich sofort ein, daß, wenn dies richtig ist, der jetzige Tatbestand bei den Anneliden ein sekundärer sein müßte. Die zwischen Darm und Mesodarmblasen (Cölomsäcken) vorhandenen Zellen sind dann wirkliche Abkömmlinge primärer Mesenchymzellen und zugleich die letzten Ueberreste eines primären Röhrensystems, das durch die sich um den Darm schließenden Mesodermblasen und deren muskulöse Wandung verdrängt und ersetzt wurde. Daß aber auch die von mir als Basalmembran des Cölothels erklärte feine Cuticula eine Verdichtungsmembran des primären Systems sei, wie M. Fernandez im Abschnitt: Phylogenese weiter ausführt, scheint mir sehr fraglich.

Embryologische vergleichende Untersuchungen allein können hier den Entscheid liefern.

Die vorliegende Arbeit habe ich auf Anregung meines hochverehrten Lehrers, Herrn Prof. Arnold Lang, im Zoologischen Institut der Universität Zürich ausgeführt, und sei es mir gestattet, ihm an erster Stelle meinen herzlichsten Dank auszusprechen für das teilnehmende Interesse und die Ratschläge, die mir von seiner Seite stets zu teil wurden.

Vielen Dank bin ich auch Herrn Privatdozenten Dr. Karl Bretscher schuldig, welcher mir in uneigennützigster Weise seine Erfahrungen betreffs Sammeln und Bestimmen der Oligochäten übermittelte, sowie Herrn Prof. Karl Hescheler für seine wertvollen Ratschläge über die mikroskopische Technik, die bei der Arbeit Verwendung fand.

Literaturverzeichnis.

1) 1857 Leydig, Franz, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Tiere, Frankfurt.

2) 1868 Eberth, Ueber den Bau und die Entwickelung der Blutkapillaren. Würzb. naturw. Zeitschr., Bd. V.

3) 1878 Power d'Arcy, On the endothelium of the bolly cavity and the blood vessels of the Common Earthworm. Q. J. of M. Sc., Vol. XVIII.

4) 1878 Vejdovsky, Franz, Beiträge zur vergl. Morphologie der Anneliden. I. Monogr. d. Enchyträiden, Prag.

5) 1883 Salensky, W., Etude sur le développement des Annélides. V. Terebella Meckelii. Arch. de Biol., T. IV.

6) 1884 Vejdovsky, Franz, System und Morphologie der Oligochäten, Prag.

7) 1885 Horst, R., Ueber ein rätselhaftes Organ bei Chlorämiden. Zool. Anz., Bd. VIII.

8) 1886 Michaelsen, W., Ueber Chylusgefäßsysteme bei Enchyträiden. Arch. mikr. Anat., Bd. XXVIII.

9) 1886 — Untersuchung über Enchytraeus Möbii und andere Enchyträiden. Dissertation Kiel.

10) 1887 — Enchyträiden-Studien. Arch. mikr. Anat., Bd. XXX.

11) 1888 — Beiträge zur Kenntnis der deutschen Enchyträidenfauna. Arch. mikr. Anat., Bd. XXXI.

12) 1889 Korschelt, E., Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes. Separatabdr. aus Zool. Jahrb.

13) 1892 Vejdovsky, Franz, Entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen, Prag.

14) 1892 Beddard, Frank E., Researches into the embryology of the Oligochaeta. No. I. Q. J. of M. Sc., Vol. XXXIII.

15) 1892 Ude, H., Würmer der Provinz Hannover. I. Enchyträiden. 40.—41. Jahrb. d. Naturw. Ges. Hannover.

16) 1893 Hesse, R., Beiträge zur Kenntnis des Baues der Enchyträiden. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LVII.

17) 1894 Schäppi, Th., Das Chloragogen von Ophelia radiata. Jena. Z. Naturw., Bd. XXVIII.

18) 1895 Nusbaum, S., Zur Anatomie und Systematik der Enchyträiden. Biol. Centralbl., Bd. XV.
19) 1895 Ude, H., Beiträge zur Kenntnis der Enchyträiden und Lumbriciden. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LXI.
20) 1895 Beddard, Frank, E., A Monograph of the order of Oligochaeta, Oxford.
21) 1895/96 Eisen, Gustav, Pacific Coast Oligochaata. Mem. of the Calif Acad. of Sc., Vol. VII.
22) 1896 Schneider, Guido, Ueber phagocytäre Organe und Chloragogenzellen der Oligochäten. Z. wiss. Zool., Bd. LXI.
23) 1897 Michaelsen, W., Organisation einiger neuerer und wenig bekannter Regenwürmer von Westindien und S.-Amerika. Zool. Jahrb., Bd. X.
24) 1897 Nusbaum, S., und Rakowski, S., Ein Beitrag zur näheren Kenntnis der Anatomie des Rückengefäßes und des sog. Herzkörpers. Biol. Centralbl., Bd. XVII.
25) 1897 Goodrich, Edwin S., Notes on Oligochaetes. Q. J. M. Sc., Vol. XXXIX.
26) 1897 Cuénot, L., Les globules sanguins et les organes lymphoïdes des Invertébrés. Arch. Anat. micr., Paris, T. I.
27) 1897 — Etudes physiologiques sur les Oligochètes. Arch. Biol., T. XV.
28) 1897 Verworn, H., Allgemeine Physiologie, Jena.
29) 1898 Michel, A., Sur l'origine des vaisseaux dans le bourgeon de régénération caudale des Annélides. C. R. Soc. Biol., T. L.
30) 1898 Rosa, Dan., I pretesi rapporti genetici fra i linfociti ed il cloragogeno. Atti Acc. Torino, Vol. XXXIII.
31) 1898 Picton, Lionel James, On the heart-body and coelomic Fluid of certain Polychaeta. Q. J. of M. Sc., Vol. XLI.
32) 1899 Schneider, Guido, Ueber Phagocytose und Exkretion bei Anneliden. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. LXVI.
33) 1899 Cognetti, L., Ricerche intorno alla struttura dell' apparato circolatorio degli Oligoch. Atti Acc. Torino, Vol. XXXIV.
34) 1900 Bergh, R. S., Beiträge zur vergl. Histologie. Anat. Hefte, H. XLV.
35) 1900 — Beiträge zur vergl. Histologie. Anat. Hefte, H. XLIX.
36) 1900 de Bock, M., Le corps cardiaque et les amibocyytes des Oligochétes limicoles. R. suisse de Zool., T. VIII.
37) 1901 Meyer, Ed., Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitt. Zool. St. Neapel, Bd. XIV.
38) 1901 de Ribancourt, Ed., Etudes sur l'anatomie comparée des Lombricides. R. sc. de France et Belgique, T. XXXV.
39) 1902 Bergh, R. S., Gedanken über den Ursprung der wichtigsten geweblichen Bestandteile des Blutgefäßsystems. Anat. Anz., Bd. XX.
40) 1902 Schneider, Karl Kamillo, Lehrb. der vergl. Histologie der Tiere, Jena.

41) 1903 Rosa, Dan., Il cloragogo degli Oligochaeti. Mem. Acc. Torino, 1903.
42) 1903 — Le valvole nei vasi dei Lombricidi. Archivio zoologico, Vol. I.
43) 1903 Lang, Arnold, Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jenaer Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXXVIII.
44) 1904 Arnesen, Emily, Ueber den feineren Bau der Blutgefäße der Rhynchobdelliden. Jenaer Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXXVIII.
45) 1904 Livanow, N., Darmmuskulatur der Oligochäten und Hirudineen. Zool. Anz., Bd. XXVII.
46) 1904 Pierantoni, Umb., Studii anatomici su Michaelsena macrochaeta. Mitt. Zool. St. Neapel, Vol. XVI.
47) 1904 Galvagni, E., Histologie des Genus Ctenodrilus Clap. Arb. Zool. Inst. d. Univ. Wien, Bd. XV.
48) 1904 Fernandez, M., Blutgefäßsystem d. Tunicaten. Jenaer Zeitschr. f. Naturw.

Figurenerklärung.

rg Rückengefäß
bg Bauchgefäß
de Darmepithel
chl Chloragogen
s Sinus
m Muskulatur
mk Muskelkerne
bz Blutzellen
hk Herzkörper
sept Septum
lc Leukocyten
ei Ei
l intracelluläres Lumen
ek Endothelkerne
dek Darmepithelkerne.

Tafel XII.

Fig. 1. Querschnitt durch Fridericia.
Fig. 2. Querschnitt durch Mesenchytraeus setosus.
Fig. 3. Längsschnitt durch das Darmdivertikel von Buchholzia app.
Fig. 4. Längsschnitt durch den Darm von Fr. Leydigi.
Fig. 5. Darmzellen, Sinus, Rückengefäß und Herzkörper von Stercutus niveus.
Fig. 6. Kopie aus Hesse (Fig. 26).
Fig. 7. Septenmuskulatur bei Stercutus.
Fig. 8. Rückengefäß und Herzkörper bei Mesenchytraeus.
Fig. 9. Querschnitt durch Stercutus niveus.
Fig. 10. Querschnitt durch Stylaria lacustris (Darm, Sinus und Rückengefäß).
Fig. 11. Kopie von Michaelsens Fig. 6.
Fig. 12. Querschnitt durch ein Geschlechtssegment von Stercutus.
Fig. 13. Querschnitt durch Stylaria, mit Zellen im Rückengefäß.
Fig. 14. Querschnitt durch Stylaria, niedriges Rückengefäß.
Fig. 15. Querschnitt durch Stylaria.
Fig. 16. Querschnitt durch Chaetogaster (Darm, Sinus und niedriges Rückengefäß.

Tafel XIII.

Fig. 17. Darmmuskulatur bei Fridericia.
Fig. 18. Ebenso.
Fig. 19. Rückengefäß von Fridericia.
Fig. 20. Rückengefäß von Tubifex rivulorum.
Fig. 21. Rückengefäß mit einem Leukocyten in der Wandung.
Fig. 22. Septum mit sich lösenden Zellen.

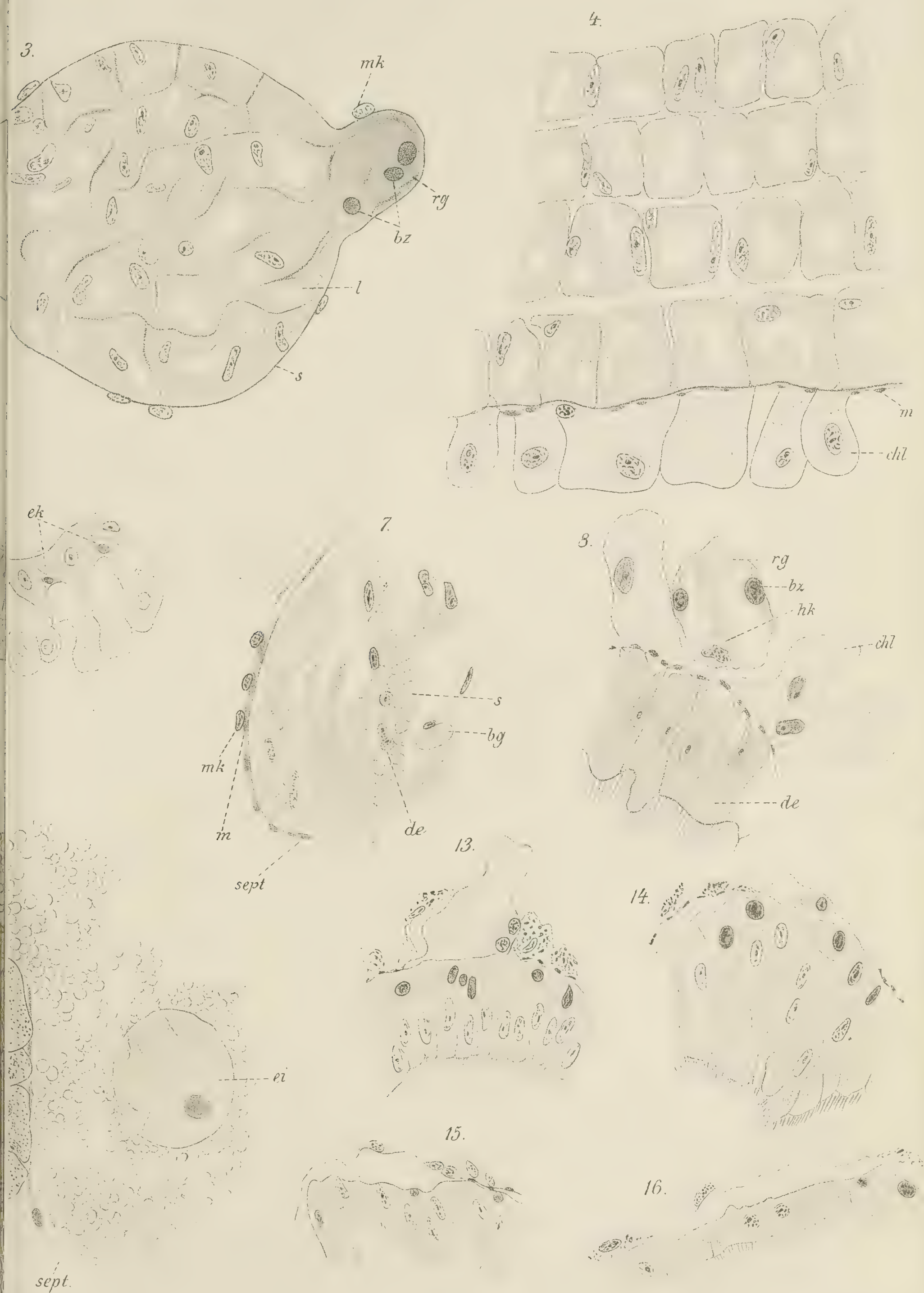
Fig. 23. Silbergrenzen nach EBERTH.
Fig. 24. Kopie aus DE BOCK (Fig. 31).
Fig. 25. Querschnitt durch Chätogaster mit Blutzelle.
Fig. 26. Rückengefäßfibrillen von Stylaria.
Fig. 27. Rückengefäßmuskulatur von Fridericia.
Fig. 28. Ebenso.
Fig. 29. Silberpräparat des Rückengefäßes von Stylaria.
Fig. 30. Darmmuskulatur von Tubifex rivulorum.
Fig. 31. Rückengefäß von Chaetogaster.
Fig. 32. Ebenso
Fig. 33. Ebenso mit Längsfibrillen.
Fig. 34. Rückengefäß an der lebenden Stylaria.
Fig. 35 a. Rückengefäß des lebenden Chaetogaster.
Fig. 35 b. Ebenso.
Fig. 35 c. Ebenso.
Fig. 36. Längsschnitt durch eine Falte des Darmepithels von Chaetogaster.
Fig. 37. Rückengefäß von Stylaria.
Fig. 38 a. Rückengefäß von Chaetogaster.
Fig. 38 b. Ebenso.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2881

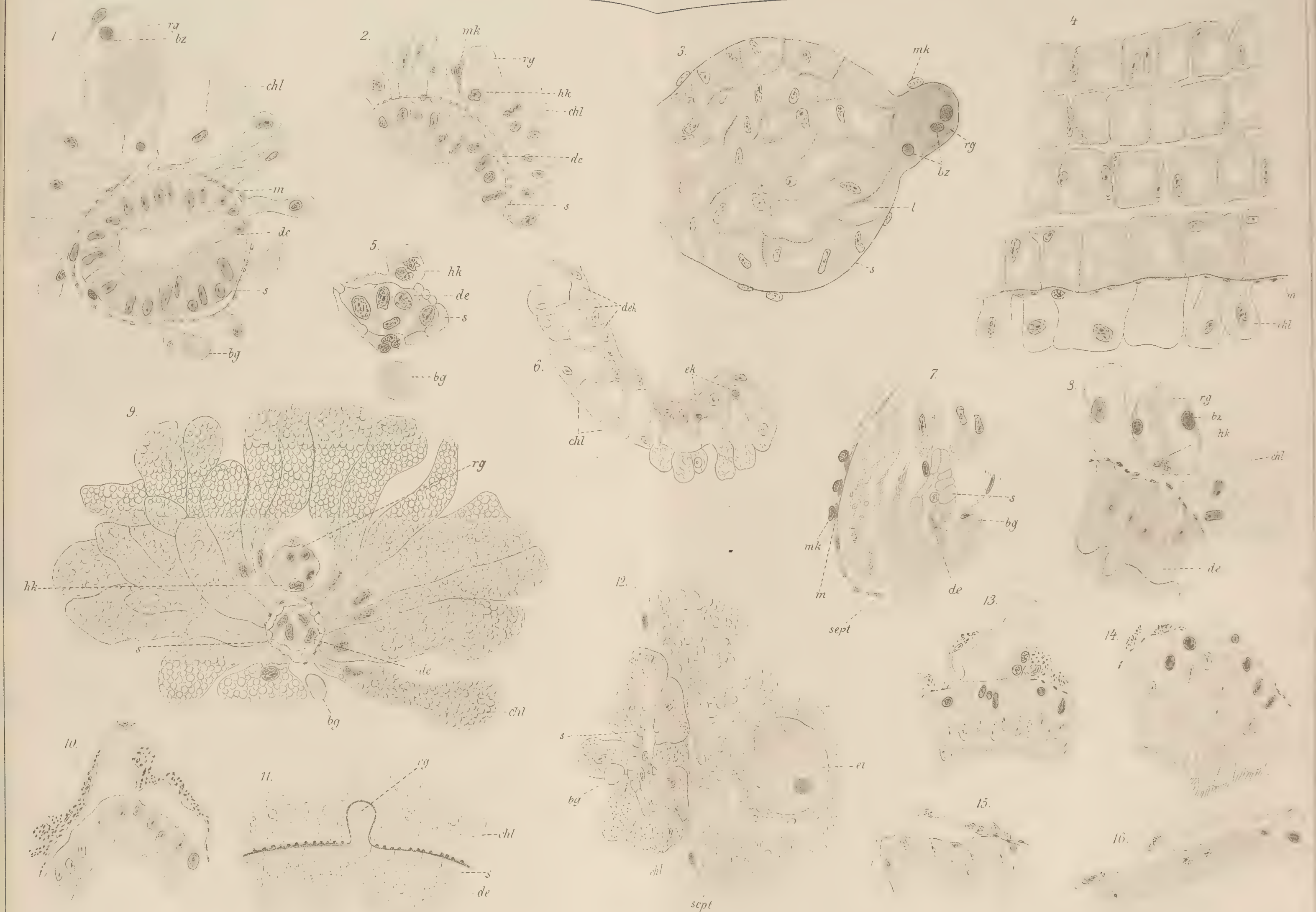


Freudweiler del.

Verlag von Gust



Lithographie v. E. Schaal, Jena.

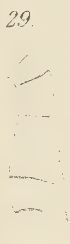

1.
rg
bz
chl
m
dc
s
bg
2.
mk
rg
hk
chl
dc
s
3.
mk
rg
bz
l
s
4
m
chl
5.
hk
de
s
bg
6.
dek
ek
chl
7.
s
bg
mk
m
de
sept
8.
rg
bz
hk
chl
de
9.
rg
hk
s
dc
bg
chl
10.
11.
rg
chl
s
de
12.
s
bg
ei
chl
sept
13.
14.
15.
16.


17.
chl
mk
m


18.
m
mk

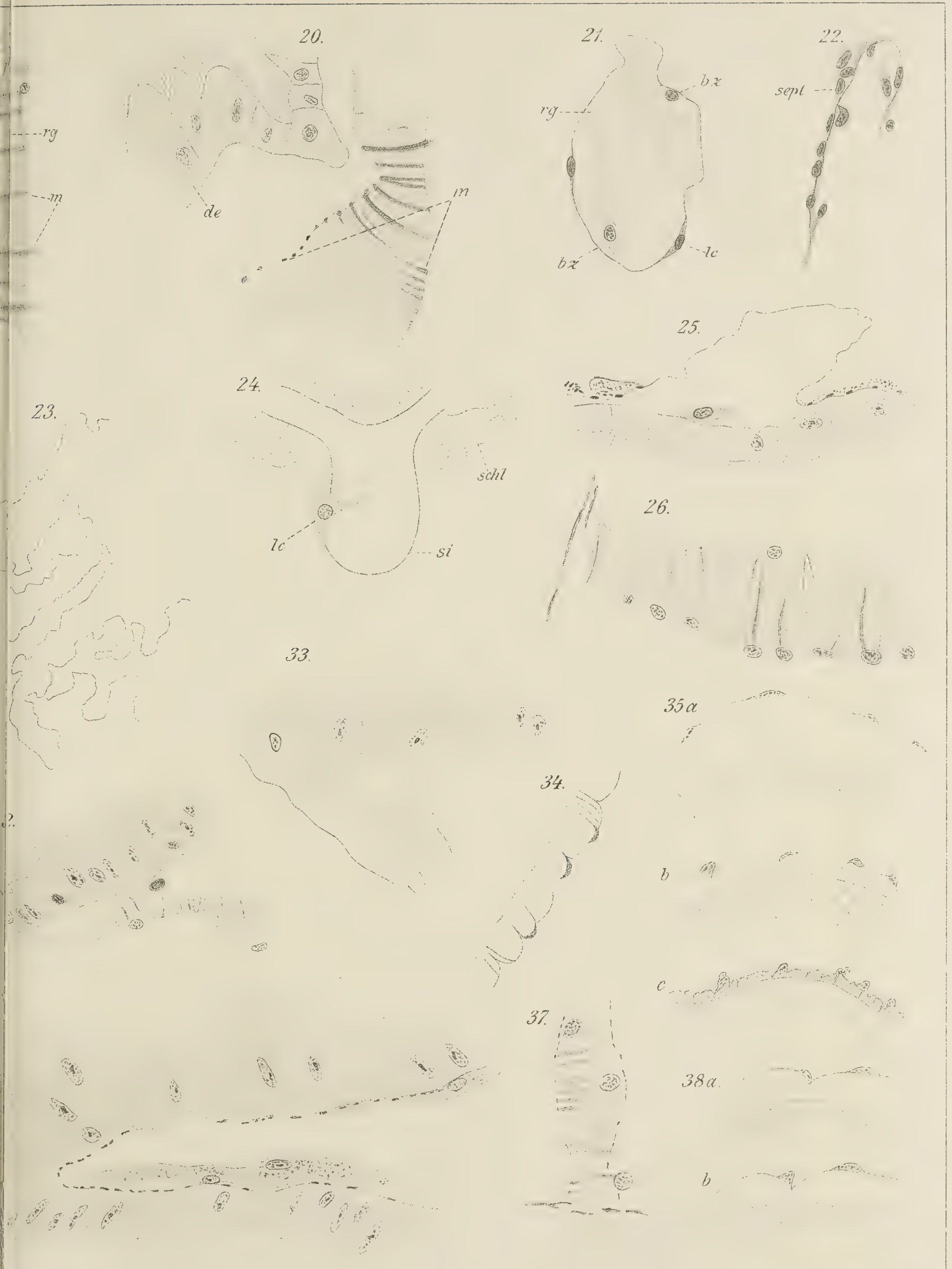

27.
m


28.
chl

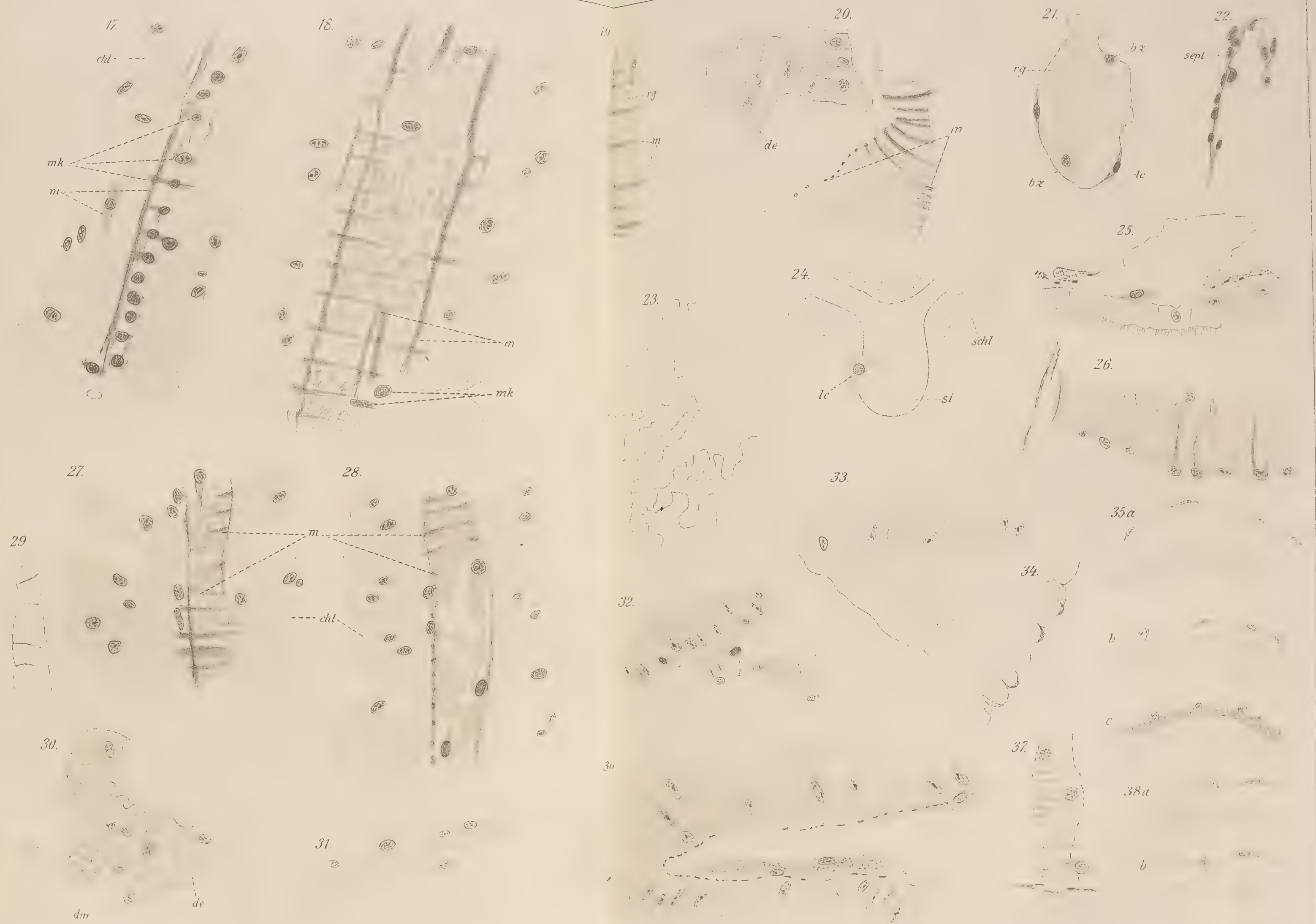

29.


30.
de
dm


31.



stav Fischer in Jena.
Lithographie v. E. Schaal, Jena.



Freudweiler del. Verlag von Gustav Fischer in Jena. Lithographie v. E. Schaal Jena.

Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena.

Vierzigster Band.

Neue Folge, Dreiunddreissigster Band.

Drittes Heft.

Mit 13 Tafeln und 18 Figuren im Text.

Inhalt.

Preis: 20 Mark.

Jena,

Verlag von Gustav Fischer.

1905.

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.

Ausgegeben am 12. Oktober 1905.

Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Kopfganglien und Sinneslinien der Selachier.

Von

Dr. **Werner Klinkhardt** in Leipzig.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Jena.)

Hierzu Tafel XIV—XVI und 6 Figuren im Text.

Einleitung.

Der Ausgangspunkt meiner Untersuchungen lag darin, daß ich auf den Rat meines verehrten Lehrers, Herrn Professor H. E. Ziegler, die Entstehung der Nerven am Kopf der Selachier beobachten wollte, um die Befunde zur Beurteilung der schwebenden Streitfrage der Neuronenlehre zu verwenden. Bei dem Studium der Schnittserien zeigte sich aber, daß der Entwickelung mancher Nerven eine streifenartige Ektodermverdickung vorhergeht. Ich sah mich also genötigt, zuerst den Ektodermverdickungen des Kopfes meine Aufmerksamkeit zu widmen. Um mir hierüber Klarheit zu verschaffen, wandte ich die Methode der graphischen Rekonstruktion an, wobei ich auch die Ganglienanlagen mit einzeichnete. Als ich mich weiterhin eingehend mit der Literatur befaßte, fand ich, daß auch von den Ganglienanlagen keine ausreichende moderne Darstellung existiert, obwohl die Frage der Beteiligung des Ektoderms an der Anlage der Ganglien vielfach mit den verschiedensten Ergebnissen behandelt worden ist. Besonders vermißte ich überall übersichtliche und genaue bildliche Darstellungen verschiedener Stadien. Demzufolge beschloß ich, so gut wie möglich diese Lücke auszufüllen. Dabei fand ich verschiedenes andere, was mir genauerer Beschreibung wert erschien, so daß ich von meinem ursprünglichen Thema fast ganz abkam. Erst zuletzt wurde ich in gewissem Sinne wieder darauf zurückgeführt. Infolge dieses Werdeganges enthält meine Abhandlung Beiträge zur Entwickelung der Sinneslinien, Ganglien und Nerven am Kopfe der Selachier.

Ich möchte zuerst einen kurzen Hinweis auf die wichtigste Literatur geben, welche sich mit den Fragen der Embryologie der

Selachier beschäftigt, während die eingehendere kritische Würdigung der einzelnen Angaben der Autoren erst im Zusammenhang mit der Verwertung meiner eigenen Befunde und im Vergleich dazu erfolgen soll. Dort werden dann noch manche Autoren in Frage kommen, die ich an dieser Stelle nicht zu berücksichtigen brauche.

Das älteste klassische Werk, auf dem alle anderen Autoren weiter bauen, ist das Buch von F. M. BALFOUR. Unter dem Titel: „A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes" vereinigt es eine Fülle von Beobachtungen über frühe und spätere Stadien verschiedener Species. Diesem Autor verdanken wir auch die Entdeckung der Ganglienleiste. Ueber das spätere Schicksal der Kopfganglien finden sich jedoch nur kurze Angaben, die der Untersuchung noch viel Spielraum lassen. — VAN WIJHE hat als nächster im Jahre 1883 eine wichtige Arbeit: „Ueber die Mesodermelemente und die Entwickelung der Nerven des Selachierkopfes" veröffentlicht, die viele beachtenswerte Angaben über verschiedene Probleme aus dem Gebiete der Embryologie des Kopfes enthält. — Als die beiden wichtigsten neueren Untersucher habe ich FRORIEP und MITROPHANOW zu nennen. FRORIEP hat einzelne Stadien rekonstruiert, während MITROPHANOW eine eingehende Beschreibung aller Entwickelungsvorgänge des Kopfnervensystems und der Sinneslinien gegeben hat. Die Hauptarbeit von MITROPHANOW ist russisch geschrieben und konnte daher von mir wie von anderen deutschen Autoren nicht vollkommen gewürdigt werden.

Eine größere Anzahl von Arbeiten über Selachier hat DOHRN in einigen seiner „Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers" veröffentlicht (s. das Literaturverzeichnis). Trotzdem ich vielfach Aehnliches beobachtet habe, und trotzdem dieser Forscher seine Untersuchungen durch prachtvolle Tafeln illustriert hat, konnte ich doch leider nicht genauer auf seine Arbeiten eingehen, da er vieles von dem Mitgeteilten an anderer Stelle zurücknimmt, so daß es schwer ist, seine wirkliche Ansicht bestimmt zu erkennen.

Material und Methode.

Zu meinen Untersuchungen standen mir verschiedene ausgezeichnete vollständige Schnittserien von Embryonen von Spinax niger aus der Sammlung des Zoologischen Institutes zu Jena zu Gebote, von Dr. MAY in Bergen gesammelt und in Sublimat konserviert. Die Embryonen waren mit Boraxkarmin in toto gefärbt und dann in einer Dicke von 5 oder 10 μ geschnitten. Außerdem

hatte ich aus verschiedenen Quellen Serien von Torpedo sp.? zur Verfügung gestellt bekommen und selber Schnittserien von Torpedo ocellata und Pristiurus melanostomus angefertigt. Die Embryonen dazu verdanke ich der Zoologischen Station zu Neapel. Als Färbung hatte ich bei dem mit Sublimat fixierten Material Apáthys Hämateïn und Rubin S oder Eosin angewendet.

Die hier veröffentlichten Untersuchungen basieren fast ausschließlich auf den Beobachtungen an den oben erwähnten Embryonen von Spinax niger.

Die Gesamtbilder habe ich mit Hilfe der Methode der graphischen Rekonstruktion gewonnen[1]). Da es sich um fertige Schnittserien handelte, mußte ich dabei leider auf das Hilfsmittel der Richtungsebenen oder -linien verzichten. Diesen Fehler suchte ich dadurch auszugleichen, daß ich Oberflächenbilder von annähernd gleichaltrigen Embryonen zu Grunde legte. Ich habe versucht, zuerst nach bekannten festen Punkten die Schnittrichtung ungefähr zu bestimmen. Dann habe ich in 50-facher Vergrößerung jeden 4. Schnitt mit dem Zeichenprisma gezeichnet, der dann bei 5 μ Schnittdicke im Abstand von je 1 mm auf sogenanntes Millimeterpapier projiziert wurde, bei 10 μ Schnittstärke im Abstand von je 2 mm. Die Projektion habe ich folgendermaßen angefertigt: Ich zog die Medianlinie auf jeder Zeichnung eines Querschnittes und projizierte auf sie mit dem rechten Winkel die Punkte der größten Ausdehnung aller in Betracht kommenden Teile. Die gewonnenen Punkte wurden mit dem Zirkel auf das Millimeterpapier übertragen. Durch dieses Verfahren hoffte ich möglichste Genauigkeit zu erzielen. Bei dem Mangel an Richtungslinien sind natürlich Verschiebungen und Verzerrungen an einzelnen Stellen nicht ausgeschlossen, doch hoffe ich sie durch große Sorgfalt und vielfache Vergleiche möglichst vermieden zu haben, sowie dadurch, daß ich an einigen Stellen diejenigen Teile als feste Punkte wählte, die Irrtümer möglichst ausschlossen, wie z. B. der Umfang des Auges, während im allgemeinen die äußere Körperform diesem Zwecke diente. Trotz aller dieser Vorsichtsmaßregeln bin ich mir wohl bewußt, daß meine Figuren lediglich den Wert schematischer Darstellungen besitzen, doch dürfte das auch vollständig genügen, besonders da ein großer Teil der Schlüsse, die ich aus meinen Beobachtungen ziehe, ja fast alle sogar, nicht auf den morphologischen Angaben, sondern auf den histologischen beruhen. — Die Striche am Rande der Rekonstruktionsfiguren geben die Schnittrichtung an.

Die histologischen Bilder sind mit dem Abbeschen Zeichenapparat genau nach der Natur gezeichnet. Ich habe dabei größtenteils nur die bei einer Einstellung deutlich sichtbaren Kerne eingezeichnet und für die tieferen Lagen eine leichte Tönung ange-

1) Angaben über diese Methode fand ich in: Ziegler, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere, p. 5 und 6.

wendet. Für die meisten histologischen Bilder habe ich an den Rekonstruktionen die Stelle des zur Abbildung gebrachten Schnittes angegeben, um eine sofortige Orientierung zu ermöglichen.

Terminologie.

Bevor ich auf die Beschreibung meiner Befunde eingehe, möchte ich einige Worte zur angewandten Terminologie sagen, damit Irrtümern und Mißverständnissen nach Möglichkeit vorgebeugt wird.

Die Kiemenspalten bezeichne ich der Reihe nach als erste bis sechste, wobei die erste die Spritzlochspalte darstellt. Die Kiemenbögen mit gleicher Zahl liegen vor jeder Kiemenspalte. Den ersten bezeichne ich auch als Mandibularbogen, den zweiten als Hyoidbogen, den dritten als Glossopharyngeusbogen, die übrigen als Vagusbögen. Ich vermeide die Bezeichnung „Visceralspalten“ nach Möglichkeit, weil der Begriff verschieden definiert wird.

Da mir der Ausdruck „Seitenlinie“ für die so bezeichneten Gebilde am Kopfe nicht zutreffend erscheint, nenne ich sie Sinneslinien, zumal da über ihre Sinnesfunktion kein Zweifel bestehen dürfte. Als Seitenlinie bezeichne ich nur den Teil der Sinneslinien, welcher kaudalwärts von den Kiemenbögen liegt. In weiteren Einzelheiten der Bezeichnung der Sinneskanäle schließe ich mich an Minckert (1901) an.

Die Ektodermverdickungen am Kopfe der Embryonen nenne ich Ektodermfelder. Nach der Lage unterscheide ich ein Kiemen-, Infraorbital-, Supraorbital- und Ciliarfeld. Die nähere Definition dieser Bezeichnungen kann ich erst bei der Beschreibung geben.

Die Plakoden (nach v. Kupffer) stellen Teile der Ektodermfelder dar, an welchen das Ektoderm mit den Ganglien in innige Verbindung tritt. Ich mache aber von diesem Ausdruck nur wenig Gebrauch, da der Sinn des Wortes nicht bei allen Autoren in dieser Weise definiert wird.

Beschreibung der Stadien.

Leider waren die Längenmaße bei den Selachier-Schnittserien des Zoologischen Institutes nicht genau angegeben. Ueber diesen Mangel wird eine genaue Beschreibung der Befunde hinweghelfen;

außerdem gebe ich die Länge des Kopfes an, d. h. die längste Dimension in der Richtung der Schnittlinien gemessen. Für die jüngeren Stadien verweise ich auf die Beschreibungen von MITROPHANOW, da mir dafür das Material fehlte.

Zum Verständnis der Figuren der Tafel XIV beim Vergleich mit den Beschreibungen ist folgendes zu beachten: Das Nervenrohr ist überall orange gehalten, die Ganglienanlagen zeigen rote Farbe, je nach der Lage in verschiedenem Tone, die tiefer gelegenen Ganglien sind heller gehalten. Alle sonstigen ektodermalen Bildungen sind grün dargestellt, also auch die Ektodermverdickungen, bei denen die Stärke des Farbentones ungefähr dem Grade der Verdickung entspricht. Verbindungen zwischen Ektoderm und Ganglienanlagen zeigen verschiedene dunkle Schraffierung. In der ersten Figur habe ich noch die Kopfhöhlen miteingezeichnet (in schwarzer Farbe).

Stadium I (Taf. XIV, Fig. 1).

Der jüngste meiner Embryonen von Spinax niger hatte eine Kopflänge von 1,88 mm. Das Medullarrohr war vollständig geschlossen. Die weiße Substanz ist in demselben noch kaum zu bemerken und nur in schwachen Spuren entwickelt. Vier Kiemenspalten sind nach außen durchgebrochen, die letzte wohl eben erst, eine fünfte ist als deutliche Ausstülpung des Darmrohres bis nahe an das Ektoderm heran auf Querschnitten zu erkennen. Dieses Stadium wird also wohl ungefähr dem Stadium K BALFOURS (1828) und ZIEGLERS (1902) entsprechen, jedoch ist das Gehörbläschen bereits vollständig geschlossen.

Das Geruchsorgan besteht als noch ganz flache Einsenkung des Ektoderms, das sich hier verdickt hat und mehrere Schichten von Zellkernen zeigt, und zwar ist die Verdickung an den Stellen der tiefsten Einsenkung am ausgeprägtesten, während sie sich nach vorn und hinten abflacht.

Am Auge ist die Abschnürung der Linse vom Ektoderm bereits beendet. Das Ektoderm zeigt eine schwache Verdickung, soweit es die Augengegend überzieht. Auf einer Anzahl von Schnitten gehen die Verdickung des Geruchsorganes und die eben erwähnte kontinuierlich ineinander über, ohne daß es möglich ist, sie voneinander abzugrenzen.

Das Gehörorgan zeigt sich uns als Gehörbläschen, von dem nach hinten der Ductus endolymphaticus abgeht. Sein inniger Zusammenhang mit dem Acustico-facialis-Ganglion soll erst besprochen werden, wenn von den Ganglien die Rede ist.

Bevor ich auf die interessanten Verhältnisse der Ganglien eingehe, möchte ich erst die ektodermalen Verdickungen besprechen, wie sie sich durch die Rekonstruktion aus den Schnittbildern ergeben, weil ihre Beziehungen zu den Ganglien nachher in eingehenderer Weise behandelt werden sollen, um Beiträge zu der Frage geben zu können, ob das Ektoderm bei der Entstehung der Ganglien eine Rolle spielt.

Von vornherein möchte ich mich gegen die Vermutung Brauers (1904) verwahren, daß zufällige Verdickungen des Ektoderms in den Kreis der Beobachtung gezogen wären. Ich habe ausschließlich diejenigen berücksichtigt, die auf beiden Seiten deutlich ausgeprägt waren und sich auch bei starker Vergrößerung histologisch als wirkliche Verdickungen erwiesen. Die Uebereinstimmung der Resultate bei den verschiedenen Embryonen macht ohnehin Brauers Bedenken hinfällig[1]).

Die vorderste Verdickung des Ektoderms, welche ich wegen der Beziehung zum Ciliarganglion als Ciliarfeld bezeichne, liegt ganz isoliert dorsalwärts vom Auge (Taf. XIV, Fig. 1). Ihre longitudinale Ausdehnung beträgt etwa 0,175 mm. Im Querschnitt gesehen, liegt sie ungefähr in der Mitte, etwa in der Höhe des unteren Randes der Hirnanlage in einer schwachen Einbuchtung zwischen der Augenanlage und dem medullaren Teil des Schnittes. Bei starker Vergrößerung sehen wir, daß das Epithel höchstens zweischichtig ist. Der Uebergang in das einschichtige allgemeine Ektoderm wird nur durch wenige Zellen gebildet, geht also ziemlich rasch vor sich. Kaudalwärts verbreitert sich die Verdickung und ist nicht mehr so deutlich abgrenzbar. Ihr Ende fällt ungefähr zusammen mit dem Beginn der Kopfhöhlen im Mesoderm, wo auf den letzten Schnitten, welche die Verdickung treffen, das Ganglion ciliare sichtbar wird. Weder Mitrophanow noch irgend ein anderer der früheren Autoren hat dieses Ciliarfeld beachtet.

Nach dem Verschwinden dieses vorderen Ektodermfeldes zeigt die Schnittserie, deren Schnittrichtung an dem Rekonstruktionsbild aus den seitlichen Strichen zu ersehen ist, etwa ein Dutzend Schnitte hindurch an dem Ektoderm durchaus nichts Bemerkens-

---

1) Es ist mir in dieser Arbeit nicht möglich, auf Brauers interessante Befunde an Gymnophionen einzugehen, da ich mich auf die Selachier beschränke. Meine obige Bemerkung bezieht sich nur darauf, daß Brauer versucht hat, die Beobachtungen früherer Autoren an Selachiern in Zweifel zu ziehen.

wertes. Dann beginnt eine neue Verdickung, im Schnitt ungefähr auf derselben Höhe wie die vorige. Sie ist jedoch wesentlich ausgedehnter und umsäumt den ganzen Kopfteil des Schnittes. Die Rekonstruktion gibt uns die Erklärung für dies Verhalten. Wir haben die Einsenkung vor uns, durch die sich der Kopfteil vom Kiementeil des Embryos abhebt. Dieser Teil der Verdickung läßt sich mit Mitrophanows Beschreibung identifizieren, er gehört bereits zu der ausgedehnten Verdickung, die sich über die ganze Kiemengegend hinzieht. Ihr Verhalten wollen wir jetzt weiter verfolgen. Mit dem Beginn des Winkels, den der Kopfteil mit dem Kiementeil des Embryos bildet, umsäumt die Verdickung den ventralen Teil der Kiemenpartie jederseits. In der ventralen Medianlinie haben die Verdickungen keine Verbindung. Im Schnitt zeigt sich dies Verhalten so, wie es in Taf. XV, Fig. 6 dargestellt ist, die einen Schnitt durch die Kiemengegend weiter unten in der Gegend des Facialis repräsentiert. Diese ventrale Verdickung zieht sich über den ganzen Kiemenspaltenteil des Embryos hin, wie ich im weiteren Verlaufe der Beschreibung noch des näheren zu erläutern haben werde.

Verfolgen wir die Schnittserie weiter, so sehen wir etwa in der Höhe der Chorda oder noch etwas weiter dorsal eine neue Verdickungsleiste auftreten, die, nach hinten verfolgt, bald mit der ventralen Verdickung verschmilzt, so daß sich, im Schnitt gesehen, kurz vor Beginn der Spritzlochspalte ein großer Teil des Ektoderms verdickt zeigt. Ausgenommen sind nur die ventrale Medianlinie, diese aber nicht überall, und die Dorsalseite, sowie das am weitesten dorsal gelegene Stückchen des lateralen Ektoderms. Taf. XV, Fig. 5 wird diese Verhältnisse klar machen. Diese neue dorsale Verdickungsleiste nenne ich auf Grund ihrer späteren Ausbildung und um nach Möglichkeit mit Mitrophanow in Einklang zu stehen, Supraorbitalfeld.

Ich komme nun zu den Ektodermverdickungen der Kiemengegend. Sobald wir in die Region gehen, wo im Schnitt durch die Kiemenspalten der Kieferbogen jederseits abgetrennt erscheint, verschieben sich die Verhältnisse etwas. Der Teil, der abgetrennt erscheint, ist vollständig von einem verdickten Ektoderm umzogen, das den Punkt seiner stärksten Verdickung an der Seite der Kiemenspalte zeigt. Die zuerst mehr lateral liegende Verdickung des Stammteiles wandert allmählich nach der Mittellinie zu oder erreicht zum mindesten ihre maximale Dicke mehr medianwärts, d. h. also an der Umsäumung der Kiemenspalte, gegenüber der

Stelle der Maximaldicke des scheinbar abgetrennten Kiemenbogenteiles (Taf. XV, Fig. 6). Da hier die Verdickungen zum Teil so liegen, daß sie bei der Betrachtung des Embryos in toto von außen nicht sichtbar sein würden, kann das Rekonstruktionsbild die Verhältnisse nur unvollkommen wiedergeben. Ich habe versucht, durch stärkere oder schwächere Nuancierung das Verhalten der Ektodermverdickung mit möglichster Genauigkeit auszudrücken. Der stärkste Farbenton muß demnach stets an den Rändern der Kiemenspalten liegen, an ihren oberen Enden verbreitert, da dort die Verdickung, im Schnitt betrachtet, jedesmal wieder mehr lateral rückt. Unterhalb der letzten nach außen durchgebrochenen Kiemenspalte setzt sich die Verdickung noch eine Strecke kaudalwärts fort. Anfangs liegt sie gerade über der fünften, dem Durchbruch nahen Kiemendarmausstülpung. Es läßt sich deutlich, an dieser Stelle sowohl wie an der 4. Kiemenspalte, die oben erst am Durchbrechen ist, erkennen, daß die ursprünglich einheitliche Verdickung nur durch den Durchbruch der Kiemenspalten geteilt wird, daß also nicht (wie ich anfangs meinte) die die Kiemenbogen einhüllende Verdickung genetisch etwas anderes ist als die dem Stamm angehörige, die an den oberen Enden der Kiemenspalten gelegen ist. Zu dieser irrtümlichen Anschauung kann man dadurch leicht kommen, daß Frorieps Abbildungen immer nur umschriebene Stellen als Verdickungen zeigen. Dazu kommt, daß man den Begriff der Plakoden auch stets für umschriebene Stellen anwendet, während sie in Wirklichkeit nur als hervortretende Teile einer größeren Verdickung aufgefaßt werden dürfen.

Verfolgt man die Ektodermverdickung noch weiter kaudalwärts, so sieht man sie rasch schmäler werden. In diesem Bezirk unmittelbar hinter den Kiemenspalten tritt sie besonders scharf abgegrenzt hervor. Schließlich hört sie, wie das Rekonstruktionsbild deutlich zeigt, plötzlich auf, ohne daß sich ein allmählicher Uebergang konstatieren ließe, wie er überall in der lateralen Abgrenzung vorhanden ist.

Histologisch zeigt sich die Verdickung nicht überall gleich. An einigen Stellen ist es schwer zu entscheiden, ob sie wirklich mehrschichtig ist, da eine unregelmäßige, bald höhere, bald tiefere Lage der Kerne leicht Mehrschichtigkeit vortäuschen kann. Nach innen zu findet man zwar stets eine ziemlich regelmäßige Lage von Kernen, aber nach außen ist Aehnliches nicht zu unterscheiden. Je ausgeprägter die Verdickung ist, desto regelloser liegen die

Kerne, auch sind sie nicht durch eine bestimmte Form genau charakterisiert. Ueberhaupt erscheint die Abgrenzung nach außen an vielen Stellen weniger scharf als an dem allgemeinen Ektoderm, und eine deutliche Kontur nach außen hin fehlt merkwürdigerweise vielerorts. Der Uebergang bei der lateralen Abgrenzung wird dadurch bedingt, daß zwischen dem einreihigen allgemeinen Ektoderm und der mehrschichtigen Verdickung Zellen mit länglich-ovalen Kernen liegen. Von den Stellen, wo die Ganglien mit dem Ektoderm in Berührung treten, werde ich später noch zu reden haben.

Betrachten wir die Gesamtausdehnung der verdickten Ektodermstellen, so läßt sich zusammenfassend folgendes sagen: Die ganze Kiemengegend unseres Spinaxembryos ist durch eine Verdickung ausgezeichnet. Unabhängig von ihr bemerken wir nach vorn das Ciliarfeld. Das Infraorbitalfeld liegt in der Einsenkung zwischen Kopf- und Kiemenregion. Von dort aus zieht sich ein Verdickungsstreifen an der ventralen Seite des Embryos nach unten bis etwa zum unteren Ende der 2. Kiemenspalte. Die Ektodermverdickung der Kiemenregion zeigt mehrere Streifen, an denen sie besonders ausgeprägt ist. Einer davon ist die erste Anlage des Supraorbitalfeldes. Als kurzer, aber wohl zu unterscheidender zweiter Streifen zieht sie sich am oberen Ende zwischen Trigeminus- und Facialisanlage hin. Alle Kiemenspalten sind einzeln von besonderen Verdickungen umsäumt, die ihr Maximum am oberen Ende einer jeden erreichen. Von der letzten Kiemenspalte bis zum plötzlichen Ende der gesamten Verdickung zieht ein breites, kurzes Band, das man gleichfalls den Stellen mit besonderer Ausprägung der Verdickung zurechnen muß.

Die Ganglien unseres Spinaxembryos zeigen folgendes Verhalten. Bei der Durchsicht der Schnittserie treffen wir zunächst auf das kleine Ganglion ciliare. Es liegt am kaudalen Ende des oben genannten Ciliarfeldes in mittlerer Augenhöhe und scheint mit ihm an einer linienförmig sich darstellenden kurzen Strecke durch einen Fortsatz zusammenzuhängen. Vorwiegend die Lage der Kerne brachte mich zu dieser Ansicht. Dabei ist das Ganglion ganz vom Mesenchym umgeben, liegt also nicht der Ektodermverdickung an oder parallel zu ihr, sondern seine Längsachse bildet einen Winkel von 50—60° zum Ektoderm. Zwischen das kaudale Ende des Ganglions und das Ektoderm schiebt sich der

Anfang einer Kopfhöhle ein, ihre Zellumgrenzung liegt dem Ciliarganglion direkt an (Taf. XV, Fig. 7).

Die Anlage des Trigeminusganglions tritt uns als mächtiger Zellkomplex entgegen. Ein kurzer stumpfer Fortsatz erstreckt sich rostralwärts ungefähr senkrecht zu der auf der Rekonstruktionsfigur 1 (Taf. XIV) angegebenen Schnittrichtung, ein anderer schlankerer und längerer verläuft gerade in der Schnittrichtung und zwar so weit ventral, daß er in den Oberkieferbogen hineinreicht, ein Verhalten, das uns spätere Stadien nicht mehr erkennen lassen. Die Anlage des Trigeminus kommt dem Medullarrohr sehr nahe, ist aber an keiner Stelle mit ihm verbunden. Die Kerne sind im allgemeinen in der Längsrichtung des Ganglions angeordnet, an lichteren Stellen glaube ich Fasern erkennen zu können. Ganz merkwürdig ist das Verhalten des Ganglions zum Ektoderm. Es liegt ihm mit breiter Basis unmittelbar an, s. Taf. XV, Fig. 8, aber ich habe an keiner Stelle eine unzweifelhafte Verbindung nachweisen können. Das Ektoderm bleibt allerorts deutlich abgrenzbar, ist übrigens nirgends an dieser Berührungsfläche stark verdickt, die Stelle der maximalen Verdickung liegt überall mehr medial. Von der Berührungsfläche aus verläuft das Ganglion schief nach oben und medianwärts (Taf. XIV, Fig. 1). Ein Teil des Ganglions grenzt medianwärts an eine Kopfhöhle (die Mandibularhöhle). Das Supraorbitalfeld, die oben beschriebene Verdickung zwischen Trigeminus und Acusticofacialisanlage, hat mit dem Ganglion keine Berührungspunkte.

Das Ganglion acustico-faciale zeigt bei unserem Embryo in der Seitenansicht keine so deutlich zweilappige Gestalt wie das Trigeminusganglion, aber zu erkennen ist die Anlage seiner zwei Hauptteile doch. Auch hier erstreckt sich der eine Fortsatz, stumpf und massig, nach dem Kiemenbogen, in diesem Falle dem Hyoidbogen, zu. Der andere ist wenig abgegrenzt und ergibt sich mehr aus der Gesamtgestalt der Ganglionanlage und durch Vergleichung als aus dem Rekonstruktionsbild. Er ist nach dem Ohrbläschen zu gerichtet und liegt zum Teil hinter demselben. Die Längsrichtung des Ganglions entspricht der des Hyoidbogens. Ein weiterer Fortsatz kann auf dem Rekonstruktionsbild nicht sichtbar gemacht werden, da er sich auf der Medialseite der Ganglienanlage befindet. In der Höhe der Chorda zweigt er sich ab, seine Spitze ist etwas ventral gerichtet, wie Taf. XV, Fig. 6 zeigt. Im Querschnitt zeigt sich die Anlage des Ganglion acustico-faciale breiter und massiger als die des Trigeminus. Die Kerne

sind nicht so regelmäßig gestellt wie dort. Das Protoplasma erscheint faserig. Eine Verbindung mit dem Medullarrohr ist hier ebensowenig vorhanden wie dort, aber sie bereitet sich bereits vor, wie Taf. XV, Fig. 9 beweist. Wir sehen einen leichten Höcker an der Stelle des Medullarrohres entstehen, die dem Ende der Ganglienanlage gegenüberliegt.

Die Ganglienmasse ist in diesem Stadium noch nicht mit dem Ektoderm verbunden, doch zeigen uns die Schnitte, daß ein Fortsatz des Ganglions zu der Verdickung hinwächst, die den Rand der Kiemenspalte umsäumt. Wir haben nun noch das Verhalten der Ganglienanlage zum Gehörbläschen zu untersuchen. Auf den ersten Schnitten, die den Anfang des letzteren treffen, liegt es mit seinem rostralen Rande in die Ganglienmasse eingebettet. Es sieht aus, als hätte es sich keilartig darein eingeschoben. Es ist nicht leicht, eine scharfe Grenze zwischen den Zellen der Ganglienanlage und den Zellen des Gehörbläschens zu ziehen. Lateral verschwindet die Ganglienanlage bald, medial zieht sie sich noch eine Weile lang am Ohrbläschen hin. Ob durch diese Verbindung der Ganglienmasse Kerne zugeführt werden, konnte ich an meinen Präparaten nicht mit Bestimmtheit erkennen.

Die Anlage des Glossopharyngeus beginnt unmittelbar hinter dem Ohrbläschen. Sie erstreckt sich als schmaler, langer Streifen in der Längsrichtung des 3. Kiemenbogens. Ihr dorsales Ende liegt ungefähr in der Höhe der Mitte des hinteren Randes des Ohrbläschens, ihr ventrales etwas kaudal vom oberen Ende der 2. Kiemenspalte. Wo die Ganglienanlage im Schnitt total getroffen ist, geht sie von der Höhe der Mitte des Seitenrandes des Medullarrohres bis zum Ektoderm in der Höhe der Chorda oder etwas mehr ventral. Sie stellt einen schmalen Streifen von etwa 3—4 Zellen Breite dar. Mit dem Ektoderm hat diese Hirnnervenanlage eine ganz schwache Verbindung, die sich aber durch die Lage der Kerne als solche erweist. Das Rekonstruktionsbild zeigt ihren Umfang — er ist sehr gering — und das histologische Bild, Taf. XV, Fig. 10, gibt ihre Lage wieder.

Die Anlage des Vagus bietet der Untersuchung einige Schwierigkeiten, denn er zeigt kaudalwärts ein sehr lockeres Zellgefüge, das kontinuierlich in die Anlagen der Spinalnerven überzugehen scheint. Sie entsendet je einen Zipfel nach der 3. und 4. Kiemenspalte hin; mitten zwischen beiden beginnt das lockere Zellgefüge, das ich eben erwähnte. Im übrigen zeigen uns die Schnitte fast dasselbe Bild wie beim Glossopharyngeus. Der

erste Zipfel hat eine sehr schwache Verbindung mit dem Ektoderm, ganz ähnlich gelegen wie beim vorhergehenden Nerven.

Zusammenfassend weise ich nochmals darauf hin, daß die Anlagen des Ganglion ciliare, des Glossopharyngeus und Vagus schwache lateral gelegene Verbindungen mit dem Ektoderm haben, die Anlage des Trigeminus liegt dem Ektoderm an, ohne eine wirkliche Verbindung einzugehen, die Acustico-facialisgruppe erreicht das Ektoderm an keiner Stelle.

Stadium II (Taf. XIV, Fig. 2).

Bei dem Embryo von Spinax niger, den mein zweites Rekonstruktionsbild zeigt, beträgt die Kopflänge im oben erläuterten Sinne 2,73 mm. Wir sehen außen bereits 5 Kiemenspalten, die 6. ist als Darmausstülpung angelegt, reicht aber noch nicht bis zum Ektoderm. In dem Kiemenbogen, der vor der 1. Kiemenspalte gelegen ist, bemerken wir eine Knickung. Diese Knickung bedeutet den ersten Schritt zur Scheidung des Ober- und Unterkiefers. Die Ausbildung des Medullarrohres und der Hirnanlagen zeigt am besten Taf. XIV, Fig. 2. Die weiße Substanz ist immer noch nicht sehr stark entwickelt. Die Nasengrube ist tiefer eingesenkt als auf dem vorigen Stadium, die Verdickung, die sie bildet, ist stärker, schärfer abgegrenzt und deutlicher gegen die Augenregion abgesetzt. Am Auge zeigt das Linsensäckchen weitere Ausbildung als vorher. Wir unterscheiden deutlich das äußere Linsenepithel und die hintere Wand des Säckchens, deren Zellen bereits Linsenfasern erzeugt haben. Das Gehörbläschen zeigt gegen das vorige Stadium lediglich Größenunterschiede. Die Zahl der Kiemenspalten sowie die sonstigen Beziehungen lassen mich dies Stadium mit dem Stadium L Balfours (1878) und Zieglers (1902) identifizieren, ich bemerke aber noch keine äußeren Kiemenfäden.

Die Verhältnisse der Ektodermverdickungen haben sich nicht allzu sehr in ihren Gesamtbeziehungen verändert, zeigen aber doch bemerkenswerte Unterschiede. Das Ciliarfeld hat an Ausdehnung gewonnen. Da meine Rekonstruktionsbilder alle in gleichem Maßstabe vergrößert sind, lassen sie hierin direkte Vergleiche zu. Auf den ersten Schnitten, auf welchen das Ciliarfeld zu bemerken ist, ist es deutlich einschichtig und lediglich aus Cylinderzellen gebildet, weiter kaudal zeigt es sich unzweifelhaft mehrschichtig, um gegen Ende aufs neue Cylinderzellen in einer

Schicht aufzuweisen. Die Lagebeziehungen sind dieselben wie beim vorigen Stadium.

Die Verdickung des Ektoderms, welche ich bei dem vorigen Stadium als Supraorbitalfeld bezeichnet habe, hat sich stark nach vorn verlängert und deutet jetzt offenbar die Richtung des Ramus ophthalmicus superficialis an, welcher längs dieses Feldes sich entwickeln wird. Während es vorhin in gleicher Höhe mit dem dorsalen Ende bes Trigeminus begann, treffen wir es jetzt weit vor dieser Nervenanlage. Kaudalwärts ist das Ende des Supraorbitalfeldes ungefähr an derselben Stelle wie beim vorigen Stadium, d. i. in der Höhe des Anfanges der Acustico-facialisanlage. Ventro-kaudalwärts ist es durch schwächer verdicktes Ektoderm mit dem Kiemenfeld verbunden, mit dem es ja überhaupt eine Einheit bildet. Der besondere Name ist nur der Klarheit und präzisen Unterscheidung wegen gewählt. Bei der histologischen Untersuchung des Supraorbitalfeldes zeigen sich interessante, aber schwer zu deutende Verhältnisse. Mitten in der Verdickung findet sich in den Schnitten eine auffallende Zelle von leuchtend hellem Aussehen (Taf. XV, Fig. 11). Da ich bei meinen Untersuchungen des leichteren Verständnisses wegen von den älteren Stadien zu den jüngeren übergegangen war, glaubte ich, den im nächsten Stadium bereits deutlich ausgebildeten Ramus ophthalmicus superficialis vor mir zu haben, um so mehr, da das Bild, das sich bot, genau der Abbildung entsprach, die Balfour vom Nervus lateralis gibt, wie Taf. XV, Fig. 12 zeigt. Um so größer war mein Erstaunen, als ich auf kaudalwärts gelegenen Schnitten eine ganze Anzahl dieser hellen Zellen entdeckte, die sich zwischen die Basis der Cylinderzellen einschoben (Taf. XV, Fig. 13). Diese Zellen fand ich im Supraorbitalfeld bis zum kaudalen Rande des Trigeminus. Dort hörten sie ganz plötzlich und ohne Uebergang auf. Nirgends in der Literatur fand ich eine Abbildung dieser Zellen, glaube aber, daß sie Balfour gesehen hat, denn er sagt über die Entstehung der Sinneslinien: „The rudiment of the epidermic part of the lateral line is formed of specially elongated cells of the mucous layer of the epiblast, but around the bases of these certain rounder cells of a somewhat curious appearance are intercalled.“ Auch Dohrn erwähnt sie in seiner 17. Studie. Ich werde später darauf zurückkommen.

Am wenigsten verändert zeigen sich die Verdickungen, welche die Kiemenspalten umsäumen. Sowohl die Schnitte als auch das Rekonstruktionsbild zeigen uns fast dieselben Verhältnisse, wie an

den entsprechenden Stellen des vorbeschriebenen Stadiums. Die Stellen stärkster Ausbildung der Verdickung befinden sich auch hier am oberen Ende jeder Kiemenspalte, um weiterhin mehr nach dem inneren Teile der Spalte zu ziehen und folglich äußerlich nur als schmaler Saum um jede Kiemenspalte herum zu erscheinen. An diesem Bilde tritt ein Verhalten deutlich hervor, das vorher weniger ausgeprägt war. Der dorsale Rand des Kiemenfeldes zeigt nämlich Fortsätze und Ausbuchtungen, und zwar entspricht jedem Fortsatz eine Kiemenspalte, jeder Ausbuchtung ein Kiemenbogen.

Der kaudale Teil des Kiemenfeldes hat dasselbe Schicksal erfahren wie der rostrale, d. h. das Supraorbitalfeld, nur in weit stärkerem Maße. In unmittelbarem Anschluß an die Verdickung der Kiemenregion erstreckt sich dieser Teil weit nach hinten, breit beginnend, um dann rasch schmäler zu werden und bis zum Ende eine gleichmäßige Breite zu behalten. Es ist mir zweifelhaft, ob dieser kaudale Teil der Verdickung wirklich genetisch mit dem Kiemenfelde eins ist und zwar deshalb, weil mir sein Wachstum zu stark erscheint. Späterhin sehen wir, daß aus dieser Verdickung der Flossensaum hervorgeht. Dieser wird wohl besonders angelegt werden und nur infolge seiner Lage mit dem Kiemenfeld in Zusammenhang treten.

An den Ganglien sind viel erheblichere Fortschritte zu bemerken als an den Verdickungen des Ektoderms. Wir stoßen vorn bereits auf eine Nervenanlage, kurz bevor der Anfang des Auges tangential getroffen wird. Wenn wir diesen Nerv weiter verfolgen, sehen wir ihn zuerst hinter, dann über dem Auge zum Ganglion ciliare gehen. Dieser Verlauf charakterisiert ihn als Ramus ophthalmicus profundus. Das Ganglion ciliare hat in diesem Stadium das Maximum seiner Entwickelung erreicht. Es zeigt ein merkwürdiges histologisches Aussehen. Im Schnitt sieht es spindelförmig aus, und zwar hat die Spindel einen runden Kern von dichten hellen Zellkernen, während die beiderseitigen Spitzen von lockerer gelegenen, dunkleren Zellkernen gebildet werden, die von den Kernen des Mesenchyms nicht zu unterscheiden sind (Taf. XV, Fig. 14). Die Verbindung mit dem Ektoderm besteht in derselben Form wie vorher. Ich halte sie für identisch mit dem, was VAN WIJHE als Ramus dorsalis des Ramus ophthalmicus profundus anspricht.

Der dorsale Zipfel des Ciliarganglions geht in einen Nerven aus, der Anschluß an die Ganglienanlage des Trigeminus gewinnt,

ich halte ihn für den Marshall-Spencerschen „communicating branch between third and fifth nervus, forming the proximal part of the ramus ophthalmicus profundus“ (1886).

Unterhalb des Ciliarfeldes sieht man einen schwachen Nerven im Mesenchym verlaufen. Wenn wir nach seinem Ursprung suchen, finden wir ihn an der Hirnbasis direkt unterhalb des Ciliarfeldes. Es ist der Nervus oculomotorius. Er zeigt nirgends ganglióse Beschaffenheit, wie es Marshall (1881) behauptet. Er verläuft zur Wand der ersten Kopfhöhle. Da an dieser Stelle einige Schnitte zerrissen sind, konnte ich dort seinen weiteren Verlauf nicht mehr verfolgen, ihn also auch auf dem Rekonstruktionsbilde nicht weiter eintragen. Mit dem Ciliarganglion ist er noch nicht verbunden.

Wenn wir die weiteren Ganglienanlagen unseres Embryos im allgemeinen betrachten, fällt uns auf, daß überall die abgerundeten, ich möchte fast sagen indifferenten Formen des jüngeren Stadiums ausgeprägteren, oft mit scharfen Spitzen und Höckern versehenen Formen weichen. Den geringsten Unterschied gegen vorher weist die Anlage des Glossopharyngeus auf.

Die Anlagen des Trigeminus und der Acustico-facialisgruppe sind zusammengerückt und nur durch einen ganz schmalen Spalt voneinander getrennt, während sie vorher eine Strecke voneinander entfernt waren. Wenn wir sie im Verhältnis zur 1. Kiemenspalte betrachten, so scheint dieses Zusammenrücken vorwiegend durch das Wachstum der Acustico-facialisgruppe bedingt zu sein, während der Trigeminus weniger teil daran hat.

Die Anlage des Trigeminus, die wir im vorhergehenden Stadium als zweilappig erkannten, sieht jetzt einheitlicher aus. Der dorsal gelegene Lappen ist zum Hauptteil der Ganglienanlage geworden, der ventrale Teil erscheint verhältnismäßig schmäler und kürzer, läßt aber dafür aus seinem ventralen Ende einen starken Nerven hervorgehen, von dem nachher noch die Rede sein soll. Zuvor möchte ich das histologische bezw. Querschnittbild charakterisieren, welches das Ganglion gewährt. Es hat sich noch stärker verändert als das Gesamtbild. Während vorher das Ganglion in breitem Zuge dem Ektoderm zustrebte und sich daran anlegte, berührt es jetzt das Ektoderm an keiner Stelle. Es zeigt ähnlich wie das Ciliarganglion Spindelform, aber ohne die Unterschiede von Innenmasse und äußerem Teil, die wir an jenem bemerkten. Die Zellkerne sehen ebenso aus wie die im Zentrum des Ciliarganglions gelegenen. Sie folgen der Längs-

richtung des Ganglions. Die vom Medullarrohr abgekehrte Spitze verlängert sich allmählich in den Nerven. Ein sonderbarer, schmaler, langer Fortsatz, der in der Projektion fast wie der Beginn eines Nerven aussieht, erstreckt sich in schiefer Richtung aufwärts und vorwärts. Dieser Fortsatz reicht auf der einen Seite bis an die mesenchymatöse Umhüllung des Medullarrohres, das einen ebensolchen Höcker erkennen läßt, wie ich ihn beim vorhergehenden Stadium im Zusammenhang mit der Anlage der Acustico-facialisgruppe beschrieben habe, auf der anderen erreicht er diese Hülle nicht, sondern endet etwas vorher. Mir scheint, daß das erste Verhalten künstlich hervorgerufen worden ist durch irgend welche Verschiebungen beim Schneiden oder durch leichten Druck, der die kompakten Ganglienmassen verschieben kann, wenn sich sonst auch keinerlei Veränderungen der Gewebe zeigen. Diese bestehende Unsicherheit hat mich davon abgehalten, ein histologisches Bild des beschriebenen Verhaltens zu reproduzieren. Es ist wohl nicht zweifelhaft, daß dieser Fortsatz die Verbindung mit dem Medullarrohr anbahnt, die nur wenig später zu stande kommen wird.

Der oben erwähnte Nerv, welcher ventralwärts abgeht, ist ohne Zweifel der Ramus mandibularis des Trigeminus und läßt sich bis zur Höhe des ventralen Teiles der 1. Kiemenspalte verfolgen (Taf. XIV, Fig. 2). Er nimmt teil an der Knickung des Kiemenbogens, die ich oben erwähnte. Die Querschnitte zeigen, daß er anfangs zwischen den Kopfhöhlen und dem Ektoderm verläuft. Er legt sich dann der Außenseite der Wand des langen Fortsatzes der Mandibularhöhle an, die ich auf dem ersten Rekonstruktionsbilde eingezeichnet habe. Sein Ende liegt ebenfalls an dieser Wand. Histologisch zeigt er sich als abgegrenzter Streifen von Kernen, zwischen denen helles Protoplasma zu sehen ist.

Ich sprach schon oben von dem starken Wachstum der Anlage des Acustico-facialis rostralwärts. Dadurch erscheint das Ganglion als Ganzes massiger geworden. In dorso-ventraler Richtung besitzen die Anlagen des Trigeminus und Acustico-facialis ungefähr das gleiche Maß, in rostro-kaudaler ist die letztere mehr als doppelt so groß wie die erstere. Auf der dorsalen Seite des rostralen Endes findet sich ein kleiner Fortsatz, der nicht scharf abgegrenzt ist. Der Vergleich mit dem nächsten Stadium zeigt, daß er später die Verbindung mit dem Medullarrohr herstellt. Die beiden Fortsätze, die ich beim vorigen Stadium beschrieben

habe, haben sich stark weiterentwickelt. Sie liegen beide am kaudalen Ende des Ganglions. Der Hyoidfortsatz erstreckt sich in den 2. Kiemenbogen hinein, parallel der Spritzlochspalte verlaufend. Da er im vorigen Stadium nur erst angedeutet erschien, hat es jetzt den Anschein, als sei er schlanker geworden, ein Verhalten, das dadurch zu erklären ist, daß die Hauptmasse sich stark vergrößert hat. Der Fortsatz nach dem Ohrbläschen zu ist außerordentlich mächtig, ich glaube jedoch, daß das, was jetzt hier als Fortsatz erscheint, zugleich ein Teil der früheren Hauptmasse ist. Wie vorher sehen wir das Ende dieses Fortsatzes zum Teil hinter dem Ohrbläschen gelegen. Dieser Teil ist jetzt aber nicht mehr mit dem Epithel des Ohrbläschens verbunden, sondern bis



Fig. 1. *VII u. VIII* Ganglion acustico-faciale, *M* Medullarrohr, *KF* Kiemenfeld. Zur Lage des Schnittes vgl. Taf. XIV, Fig. 2, *T.1—T.1.*

zum Ende deutlich abgegrenzt. Die keilförmige Einschiebung des Ohrbläschens in die Ganglienmasse hat vollständig aufgehört. Die ersten Schnitte, welche beide Anlagen treffen, zeigen sie durch einen Zwischenraum getrennt, der sich um so mehr verkleinert, je mehr die Ganglienmasse hinter das Ohrbläschen tritt. Von dem Fortsatz auf der medialen Seite des Ganglions ist keine Spur mehr auf den Querschnitten zu sehen. Nach meinem Dafürhalten repräsentierte dieser anscheinende Fortsatz die Stammmasse des Ganglions, die medial gedrängt wurde durch den Beginn der Entwickelung des Hyoidfortsatzes. Histologisch ist der Hyoidfortsatz nämlich auch in unserem Stadium schon weit eher bemerkbar, als er sich wirklich als Fortsatz von der Hauptmasse löst. Textfig. 1 soll dieses

Verhalten demonstrieren. Die Kerne des Fortsatzes zeigen ein ganz ähnliches Aussehen, wie ich es beim mittleren Teil des Ciliarganglions oben beschrieben habe. Im Schnitt sehen wir also schon deutlich zwei Centren, die die beiden Fortsätze der Anlage vorbereiten, wenn äußerlich das Ganglion noch als vollkommen einheitliche Masse erscheint. Ich habe versucht, das auch auf der Rekonstruktionsfigur wiederzugeben, indem ich einen Trennungsstrich zwischen die Basen des Hyoid- und Gehörbläschen-Fortsatzes eingezeichnet habe, soweit wie die histologische Sonderung scharf zu erkennen ist, die sich schon eine Anzahl Schnitte vorher vorzubereiten beginnt. Nicht anzudeuten vermochte ich dagegen, daß sich im Gehörbläschenfortsatz auch eine Sonderung in zwei Centren bemerkbar macht, von denen das kleinere nach dem Gehörbläschen zu gelegen ist, das größere auf der davon abgewandten Seite. Mit dem Medullarrohr zeigt der gesamte Komplex des Ganglions keine Verbindung, auch habe ich nirgends noch einen davon ausgehenden Nerven finden können.

Daß der Glossopharyngeus sich äußerlich am wenigsten verändert zeigt, habe ich schon in der Gesamtbetrachtung über die Verhältnisse der Ganglien gesagt. Wir treffen seine Anlage auch hier unmittelbar hinter dem Ohrbläschen, von wo aus sie sich nach der 2. Kiemenspalte zu erstreckt, deren Ektoderm sie berührt. Das dorsale Ende des Ganglions scheint dem ventralen gegenüber verschmälert. Dasselbe Bild zeigen uns die Schnitte, auf denen sich auch das ventrale Ende gegenüber dem dorsalen verbreitert zeigt. Das am weitesten ventral gelegene Ende der Nervenanlage verbindet sich mit dem Ektoderm gerade an der Stelle, wo dasselbe sich beim Uebergang von der Außenseite in das Ektoderm der Innenfläche der Kiemenspalte erheblich verdickt. Das Ektoderm zeigt eine ganz außerordentliche Anhäufung von Kernen und erscheint dunkelrot im Vergleich mit den übrigen Geweben. Außerordentlich zahlreiche Mitosen sind zwischen den Kernen sichtbar. Kurz, wir haben das Bild eines Gewebes vor uns, das sich in starker Tätigkeit befindet, irgend einen lebhaften Entwickelungsprozeß durchmacht [1]). Das Ganglion ist blasser ge-

---

1) Ich möchte übrigens an dieser Stelle erwähnen, daß ich nicht ganz sicher bin, ob die scharf hervortretenden dunkelroten Chromatinanhäufungen wirklich überall Mitosen darstellen oder Zellvermehrungsvorgänge, wie sie Dohrn in seiner XVII. Studie beschreibt. Ich halte diese Frage auch nicht für wesentlich, denn wenn die Prozesse in der von Dohrn angegebenen Weise sich ab-

färbt, nur ganz vereinzelt finde ich eine Mitose darin. Zwischen der dichtesten Stelle des Ganglions und dem Ektoderm sieht das Gewebe etwas lockerer aus, aber es ist keine Rede davon, daß es mesenchymatisches Gewebe sein könnte, denn dieses hat ein anderes, wohl unterscheidbares Aussehen. Textfig. 2 zeigt uns



Fig. 2. *IX* Glossopharyngeus, *KF* Kiemenfeld, *EV* Epibranchialverbindung. Zur Lage des Schnittes vgl. Taf. XIV, Fig. 2, *T.2—T.2*.

diese interessante Stelle im Bilde. Die ungemein kompakte Zellkernmasse des Ektoderms erschwerte die Darstellung etwas, auch erschien die Masse noch etwas dunkler. Absichtlich habe ich sie etwas heller gehalten, damit die Mitosen deutlicher hervortreten. Ich möchte bemerken, daß sich das Verhalten, das ich abbilde,

---

spielen, handelt es sich höchstens um eine noch stärkere Zellvermehrung. Ich behalte deshalb auch weiterhin den Ausdruck Mitosen unter dieser Einschränkung bei.

nur auf wenigen Schnitten an dieser Stelle zeigt, ich habe den typischsten zur Wiedergabe ausgewählt. Auch diese Ganglienanlage ist mit dem Medullarrohr nicht verbunden, obwohl sie sich bis nahe daran erstreckt.

Wenn man die Verbindungen des Glossopharyngeus mit dem Ektoderm im vorigen und in diesem Stadium vergleicht, kann es nicht zweifelhaft sein, daß sie nichts miteinander zu tun haben, sondern getrennt voneinander entstehen. Ich unterscheide die eben beschriebene als Epibranchialverbindung von der beim vorigen Stadium genannten Lateralverbindung. Die letztere ist in diesem Stadium auch noch erhalten (Taf. XIV, Fig. 2).

Die Untersuchung der Anlage des Vagus ergibt in diesem Stadium bessere Resultate als vorher, da wir von oben bis unten eine kompakte, deutlich abgegrenzte Zellmasse vor uns haben. Das Rekonstruktionsbild zeigt uns die Gestalt derselben, wie sie die Kombination aus den Querschnitten ergibt. Die Anlage des Vagus ist kaudalwärts lang ausgestreckt. Sie hat bereits 3 Kiemenspalten in ihrem Bereich. Rostralwärts deutet, wie auch im vorigen Stadium, ein spitzer Fortsatz den verloren gegangenen Zusammenhang mit dem Glossopharyngeus an, noch mehr die Anlage verlängernd. Die Anlage verläuft dorsal von den 3 letzten durchgebrochenen Kiemenspalten, mit dem kaudalen Ende mehr ventral gerichtet als mit dem rostralen, in ihrer Längsrichtung also auch dorso-ventral gerichtet, aber nicht so ausgesprochen wie etwa bei der vorher besprochenen Ganglienanlage. Nach jedem Kiemenbogen, d. h. dem 4., 5. und zukünftigen 6., oder anders ausgedrückt, in das kaudalwärts von jeder Kiemenspalte gelegene Gewebe entsendet das Ganglion einen Fortsatz, so daß seine Gesamtform dreilappig erscheint. Der erste Lappen, d. i. der des 4. Kiemenbogens, ist lang, schmal und spitz, der zweite, zum 5. Kiemenbogen gehörige, stumpfer, der dritte stellt sich als keulenförmige Anschwellung des unteren Endes der Ganglienanlage dar. Demgemäß erscheint die Ausbuchtung zwischen dem ersten und zweiten Fortsatz, die der 4. Kiemenspalte entspricht, tiefer als die zwischen zweitem und drittem Fortsatz, die über der 5. Kiemenspalte liegt.

Entsprechend dieser lappigen Form zeigt sich die Ganglienanlage im Schnitt sehr wechselnd, denn sie muß sehr verschieden im dorso-ventralen Durchmesser erscheinen, weil die Fortsätze etwa in der Schnittrichtung liegen. Der Anfang ist im Schnitt der Anlage des Glossopharyngeus sehr ähnlich, wir unterscheiden

einen breiten ventralen Teil und einen schlanken dorsalen. Dieser dorsale Teil ist überall außerordentlich dünn, besteht in dem Stück, das dem Medullarrohr am nächsten liegt, aus einer einfachen, mehr ventral aus einer doppelten Lage von Zellen. Der ventrale dickere Teil stellt sich weiter kaudalwärts vielfach spindelförmig dar, mitunter auch rundlich.

Die Frage der Verbindung mit dem Ektoderm ist für die 3 Fortsätze gesondert abzuhandeln, denn sie ergibt mehr oder weniger verschiedene Resultate für jeden davon. Dazu kommt, daß jeder einem anderen Kiemenbogen angehört, also gewissermaßen selbständige Beziehungen besitzt.

Die Verbindung des ersten Vagusfortsatzes mit dem Ektoderm hat große Aehnlichkeit mit derjenigen, die ich beim vorigen Stadium vom Glossopharyngeus beschrieb. Sie befindet sich, wie die Rekonstruktionsfigur ausweist, ganz an der Basis des Fortsatzes, wo dieser vom Stamm ausgeht. Im Schnitt sehen wir sie seitlich, auf der Höhe der Chorda, vielleicht ein klein wenig ventral davon gelegen und nur durch einige wenige Kerne gebildet, also sehr schwach. Ihrer Lage nach erweist sie sich also als Lateralverbindung (Textfig. 3).



Fig. 3. *X* Vagus, *KF* Kiemenfeld, *EV* Epibranchialverbindung, *LV* Lateralverbindung. Zur Lage des Schnittes vgl. Taf. XIV, Fig. 2, *T.3—T.3.*

Der zweite Fortsatz der Vagusanlage geht eine viel innigere Beziehung zum Ektoderm ein als der erste; auch diese Verbindung liegt seitlich, erstreckt sich aber über eine weit größere Fläche und liegt der Kiemenspalte näher als die eben beschriebene.

Immerhin kann man die Stelle noch nicht zur Umgrenzung der Kiemenspalte rechnen. Besser als alle Worte klärt ein Blick auf das Rekonstruktionsbild uns über das Verhalten der Verbindungen der ersten und zweiten Fortsatzes auf. Zum histologischen Aussehen will ich noch bemerken, daß man bei schwacher Vergrößerung die Verbindung nicht sofort als solche erkennt. Dies kommt daher, daß die Kerne des Ektoderm sehr dicht liegen, während das Ganglion lockerer gefügt ist. Stärkere Vergrößerungen zeigen einwandfrei, daß das Ektoderms keine scharfe Grenze nach innen besitzt, sondern die Kerne der Ganglienanlage und des Ektoderms sich vermischen, soweit die beiden Teile einander berühren. Eine nennenswerte Zahl von Mitosen kann ich nicht finden.

Die Zone, die ich als Verbindungsstelle von Ektoderm und letztem Ganglienfortsatz eingezeichnet habe, ist nicht in ihrem ganzen Umfange eine kontinuierliche Verbindung, sondern umfaßt ein Gebiet kleiner einzelner Verbindungen. Das Ganglion liegt also dem Ektoderm an, aber nur hie und da zeigen Kerne einen Zusammenhang zwischen beiden, auf einigen Schnitten mehr, auf anderen weniger. Auch die Verbindungen des zweiten und dritten Fortsatzes sind laterale.

Ich habe die Verhältnisse der 3 Ganglienfortsätze des Vagus und ihren jeweiligen Zusammenhang mit dem Ektoderm deshalb so ausführlich geschildert, weil ich glaube, daß wir verschiedene Phasen eines Prozesses vor uns sehen, der sich in sehr kurzer Zeit abspielt. Wie bei embryologischen Vorgängen meistens, zeigt uns das am weitesten hinten gelegene das erste Stadium. Die Lateralverbindungen gehen also die Verbindung mit dem Ektoderm derart ein, daß sich das Ganglion zuerst nur an das Ektoderm anlegt. Dann fangen an der ganzen Berührungsstelle einzelne Punkte an sich zu verbinden (dritter Fortsatz). Diese Verbindungsstellen kann man an dem Verhalten der beiderseitigen Kerne zueinander erkennen. Nach und nach bekommt die ganze Berührungsstelle Zusammenhang (zweiter Fortsatz). Dieser flächenhafte Zusammenhang bleibt nicht lange bestehen, sondern verschwindet bald. Am ersten Fortsatz zeigt er sich bereits in ganz reduzierter Form, so, wie er längere Zeit bestehen bleibt. Ich glaube bestimmt, daß eine Auswanderung von Kernen aus dem Ektoderm in die Masse der Ganglienanlage stattfindet. Sehr häufig und deutlich hat man Bilder vor sich, die nur so zu deuten sind. Es sieht aus, als wenn aus dem sehr dichten Ektoderm zwei Kerne einen dritten herausdrängten, der sich dann in das Gangliengewebe ein-

schiebt. Dieses Herausdrängen von Kernen kann so lebhaft vor sich gehen, daß an einigen Stellen Vorsprünge aus dem Ektoderm nach innen hervorzuragen scheinen. Dieses Verhalten sehen wir z. B. auf Textfig. 3. — Dieses Bild soll noch etwas anderes zeigen. Es rührt nämlich aus einem Querschnitt durch den ersten Fortsatz der Vagusanlage her. Die lebhafte Rotfärbung des Kiemenektoderms machte mich sofort darauf aufmerksam, daß hier ähnliche Verhältnisse vorliegen, wie ich sie beim Glossopharyngeus dieses Stadiums abgebildet und beschrieben habe. Auch hier sind in dem verdickten Ektoderm der Innenseite der Kiemenspalte viele Mitosen zu sehen. Das sonstige Verhalten ist dem beim Glossopharyngeus besprochenen so außerordentlich ähnlich, daß ich mich darauf beschränken kann, auf das dort Gesagte zu verweisen. Ein Vergleich der Figuren gibt alle weiteren Aufschlüsse; wir haben also auch hier eine Epibranchialverbindung vor uns. Texfig. 3 zeigt sie mit der Lateralverbindung auf einem Schnitt.

Stadium III (Taf. XIV, Fig. 3).

Zur Charakterisierung dieses Stadiums mögen folgende Angaben dienen. Die größte Länge des Kopfes in der Richtung der Schnitte betrug 2,96 mm. Der Embryo hat bereits alle 6 Kiemenspalten vollständig ausgebildet, deren Länge und Breite von vorn nach hinten successive abnimmt. Von den vorigen Stadien unterscheidet sich dieses auf den ersten Blick durch die Existenz von Kiemenfäden. Um der Deutlichkeit des Bildes nicht Abbruch zu tun, habe ich sie auf der Rekonstruktionsfigur jedoch weggelassen. Die Knickung des Mandibularbogens ist tiefer und ausgeprägter als beim vorhergehenden Stadium.

Zur Orientierung über die Gestaltung des Medullarrohres und der Hirnanlagen verweise ich auf das Rekonstruktionsbild. Die weiße Substanz beginnt stärker zu werden, wie man besonders gut am mittleren Teil des Medullarrohres sehen kann. Die Anlage des Geruchsorganes zeigt sich als tiefe Grube aus stark verdicktem Ektoderm, zu der bereits eine nervöse Verbindung mit der Hirnanlage tritt.

Am Linsensäckchen sehen wir, daß die hintere Wand noch weiter ausgebildet ist. Die Linsenfasern zeigen sich deutlich, das Lumen des Linsensäckchens besteht nur noch als schmaler Streifen, stellenweise berühren sich Linsenepithel und Linsenfasern. Das Gehörbläschen ist erheblich ausgedehnt und hat einen langen Ductus endolymphaticus, der dorsal von seiner Mitte entspringt.

Wenn wir auch dieses Stadium mit der Balfour-Zieglerschen Stadienbezeichnung benennen wollen, so glaube ich es M oder N zurechnen zu dürfen.

Die Verdickungen des Ektoderms zeigen uns bei diesem Stadium weit wesentlichere Unterschiede gegen Stadium II, als sie zwischen Stadium I und II zu konstatieren waren. Vor allem fällt es sofort in die Augen, daß das, was ich vorher als Ciliarfeld beschrieben habe, seine selbständige Existenz eingebüßt hat und sich den Orbitalfeldern angegliedert hat. Da es seine Lage im Verhältnis zum Ciliarganglion nicht verändert haben dürfte, so können wir annehmen, daß es sich der Verdickungsleiste angegliedert hat, welche die Einsenkung oberhalb des Mandibularbogens auskleidet. Diese verläuft jetzt rostralwärts schwach konvergent zum Supraorbitalfelde. Letzteres nimmt unser Interesse durch sein außerordentlich starkes Wachstum in Anspruch, vor allem aber durch den Nerven, der es begleitet. Das Vorderende des Supraorbitalfeldes verflacht sich ganz allmählich nach vorn zu. Mit der Verflachung geht eine schwache Verbreiterung Hand in Hand. Kaudalwärts wird die Zone der stärksten Verdickung allmählich breiter und geht schließlich in die Verdickung des Dorsalendes der Spritzlochspalte über, jedoch nur zum Teil. Ein anderer Teil endet über dem Acustico-facialisganglion, dorsalwärts vom Ohrbläschen. Dieser letztgenannte Teil stellt wohl das eigentliche Ende des Supraorbitalfeldes vor. Einen Querschnitt durch das Supraorbitalfeld gibt Taf. XVI, Fig. 17. In der Mitte sehen wir den Nerven eingelagert, von dem noch weiterhin die Rede sein wird.

Von den Verdickungen der Kiemengegend ist nicht viel Neues zu sagen. Wir sehen jetzt, daß ein Teil der kontinuierlichen Verdickungen um die Kiemenbogen herum verbraucht wird zur Bildung der Kiemenfäden, also für unsere Fragen keine Bedeutung hat. Die Verdickungen um das dorsale Ende jeder Spalte bleiben bestehen. Interesse gewinnen sie für uns erst durch ihre später zu besprechenden Beziehungen zu den Ganglien.

Bei der Untersuchung des hinter der Kiemengegend gelegenen Teiles der Ektodermverdickung sehen wir, daß die bisher beobachtete Verdickung zu dem jetzt hervorwachsenden Flossensaume hinzieht. Dorsal von ihr ist eine neue Verdickungsleiste entstanden, welche als Anlage der Seitenlinie besonders wichtig ist. Auf einer längeren Reihe von Schnitten habe ich sie in ziemlich gleichbleibender Breite verfolgt. Es lag kein Grund für mich

vor, zu untersuchen, wie weit sie nach hinten läuft, denn ich wollte meine Untersuchungen absichtlich auf die Kopfgegend beschränken. Einige Einzelheiten erwähne ich nur darum, weil ich sie später zum Vergleich heranziehe und sie zur Bestätigung meiner Auffassung über die Verhältnisse am Kopf benutzen will. Histologisch sieht sie sehr merkwürdig aus, ähnlich wie ich es früher vom Supraorbitalfeld des Stadiums II beschrieb. Die hellen Zellen nehmen hier noch mehr Raum ein, ihre Schicht ist ebenso stark oder stärker als die der dunklen Ektodermzellen. Dadurch erscheinen sie stellenweise nicht so deutlich abgegrenzt wie am Supraorbitalfeld. Zur Abbildung Taf. XVI, Fig. 18 habe ich einen Schnitt ausgewählt, der einigermaßen die einzelnen Zellen erkennen läßt.

Da ich bei den anderen Stadien die Verhältnisse des Ciliarganglions zuerst (nach der Besprechung der Ektodermverdickungen) abgehandelt habe, will ich hier dieselbe Reihenfolge innehalten, obwohl der Lage nach zuerst der Oculomotorius an die Reihe kommen müßte. Es ist zu bemerken, daß das Ciliarganglion den Höhepunkt seiner Entwickelung bereits überschritten hat. Es bewahrt im allgemeinen seine vorher beschriebene Form. Den Ramus ophthalmicus profundus konnte ich hier nicht so weit verfolgen wir vorher. Es mag dies zum Teil an der Schnittrichtung liegen. Dagegen sehen wir einen kurzen Nervenzweig senkrecht zur Längsrichtung des Ganglions rostralwärts vom Ganglion ausgehen. Die Querschnitte tun dar, daß er entlang der Wandung der vordersten Kopfhöhle verläuft. Unzweifelhaft haben wir also einen Augenmuskelnerven vor uns, nach meinem Dafürhalten den Zweig, der den Musculus rectus superior versorgt, wie ihn Marshall-Spencer (1881) abbilden. Die Verbindung des Ganglion ciliare mit dem Trigeminus besteht ebenso wie vorher. Insgesamt betrachtet, stellt das Ganglion also ein Dreieck dar, das an jeder Ecke einen Fortsatz, bezw. Nerven entsendet. Das histologische Aussehen unterscheidet sich stark von dem des vorigen Stadiums. Die Spindelform mit ihren zweifachen Gewebe ist verschwunden, der zweifache Charakter des Gewebes ist nicht mehr bemerkbar; im Schnitt hat das Ganglion unregelmäßige Form und läßt eine deutliche Faserung erkennen.

Der Oculomotorius hat gegen vorher an Länge zugenommen. Er verläuft von seiner Ursprungsstelle an der Hirnbasis rostrokaudal, legt sich der Hinterwand des ersten Myotoms an und bleibt daran noch über das Ciliarganglion hinaus. Allmählich

wird er undeutlicher, bis er schließlich nicht mehr bestimmt zu unterscheiden ist. Auch in diesem Stadium ist noch keine Verbindung mit dem Ganglion ciliare vorhanden. Das erscheint mir von großem Interesse, denn wir haben sonach das ganz merkwürdige Verhalten, daß ein Augenmuskelast bereits gebildet ist vom Ciliarganglion, noch ehe dies in die Bahn des Oculomotorius tritt. Dieser Ast würde also seinen Ursprung mit dem Ganglion vom Trigeminus herzuleiten haben und sich dann erst später dem Oculomotorius angliedern. Dies erschien mir so sonderbar, daß ich zuerst an einen Irrtum in der Untersuchung glaubte, aber mehrfache Nachprüfungen mit starken Vergrößerungen ergaben immer wieder dasselbe Resultat, und zwar auf beiden Seiten gleichmäßig, so daß ich keine Zweifel mehr an der Richtigkeit meiner Beobachtung hegen kann. Demnach würde ursprünglich der Musculus rectus superior ebensowenig vom Oculomotorius versorgt wie der Musculus obliquus superior und der Musculus rectus externus, denn sein Nerv gliedert sich erst sekundär dem Oculomotorius an. Der Zusammenhang des Ganglion ciliare mit dem Ektoderm hat in diesem Stadium vollständig aufgehört.

Ehe man auf den eigentlichen Trigeminus trifft, findet man auf Schnitten, zuerst ganz der Hülle des Medullarrohres angelagert, dann etwas entfernt davon, den rostralwärts gerichteten Fortsatz des Nerven, den ich schon beim vorigen Stadium beschrieb. Es machte Schwierigkeiten, ihn auf der Figur darzustellen, denn er liegt gerade unter dem Nervus ophthalmicus superficialis, den ich beim Facialis zu beschreiben haben werde. Im wesentlichen hat die Trigeminusanlage ihre vorher beschriebene Gestalt beibehalten. Sie liegt tiefer in das Mesenchym eingebettet, noch weiter vom Ektoderm abgedrängt als vorher, und zwar dadurch, daß sich die Anlage des Facialis darüber hinweggeschoben hat. In diesem Stadium ist die Trigeminusanlage bereits mit dem Medullarrohr verbunden. An der Berührungsstelle bemerken wir einen hellen Halbkreis, der mit der konvexen Seite nach dem Lumen des Medullarrohres zugerichtet ist und die Kerne desselben etwas nach innen zu drängt. Histologisch zeigt das Ganglion eine faserige Grundsubstanz. Die Kerne folgen vorzugsweise der Längsrichtung des Ganglions. Zwei starke Nerven gehen von der ventralen Seite des Ganglions aus, der eine ist der Ramus mandibularis, der sich nicht gegen vorher geändert hat in seinen Lagebeziehungen, also wie vorher an der Kopfhöhle des Kieferbogens entlang zieht. Nur die Knickung ist fast verschwunden. Während wir histologisch

den Nerv vorher als eine Anzahl dunkler Kerne sahen, haben wir jetzt einen hellen Strang, bezw. im Schnitt einen hellen Kreis vor uns. Der andere Nerv liegt rostralwärts vom Ramus mandibularis. Es ist der Ramus maxillaris. Anfangs verlaufen beide Nerven etwas entfernt von der Wandung der Mandibularhöhle, dann legt sich der Ramus mandibularis derselben an, der Ramus maxillaris entfernt sich noch mehr davon und nähert sich dem Ektoderm. Er wird schließlich undeutlich und ist nicht mehr zu verfolgen; mir scheint aber sein Ende im Mesenchym zu liegen. Da der Trigeminus in der oben beschriebenen Weise durch den Facialis vom Ektoderm abgedrängt wird, ist es leicht erklärlich, daß keinerlei Verbindung mehr mit dem Ektoderm besteht.

Die Acustico-facialis-Gruppe hat gegen Stadium II noch weiterhin an Größe zugenommen. Auch dieses Mal ist es der rostralwärts gelegene Teil, der die Wachstumserscheinungen zeigt. Während vorher Trigeminus und Facialis durch eine schmale Spalte getrennt erschienen und im Mesenchym ungefähr in gleicher Entfernung vom Ektoderm lagerten, hat sich jetzt der Trigeminus tiefer eingesenkt, und der Facialis hat sich weit darüber geschoben, in Berührung mit dem Ektoderm liegend. Fast der ganze Trigeminus wird durch den Facialis überdeckt, nur ein schmaler Teil rostralwärts nicht. Am klarsten gibt die Taf. XIV, Fig. 3 Aufschluß über dies Verhalten. Dorsalwärts hat die Acusticofacialisanlage auch an Masse zugenommen, und zwar dadurch, daß sie einen Fortsatz entsendet, der sich dem Medullarrohr verbindet, wie es schon im Stadium II angedeutet war. Dies geschieht etwas vor dem Gehörbläschen. Ein Vergleich der Rekonstruktionsfigur 2 mit 3 ergibt, daß die zackige Gestalt, die jetzt die Acustico-facialisgruppe zeigt, bereits vorher vorbereitet war, aber noch nicht so sehr ausgesprochen. Wenn man bei dieser unregelmäßigen Gestalt von Fortsätzen reden kann, so lassen sich deren 5 unterscheiden: ein rostraler, ein dorsaler, ein ventraler und 2 kaudale. Daß der dorsale die Verbindung mit dem Medullarrohr vermittelt, besprach ich bereits, die anderen möchte ich der Reihe nach durchsprechen unter Berücksichtigung der von einigen derselben ausgehenden Nerven.

Wenn wir den rostralen Fortsatz — Ganglion rami ophthalmici — auf Schnitten untersuchen, so sehen wir, daß sich die Ganglienmasse rostralwärts allmählich verjüngt und heller wird, um schließlich ganz kontinuierlich in einen Nerven überzugehen. Dieser Nerv ist die Portio facialis rami ophthalmici superficialis. Ich erwähnte

ihn bereits bei der Besprechung des Supraorbitalfeldes, wir sehen ihn auf Taf. XVI, Fig. 17. Es ist mir wichtig, zu konstatieren, daß der Nerv genau an der Stelle liegt, wo wir beim Stadium II die runden hellen Zellen zwischen den Basen der Cylinderzellen gesehen haben. Er sieht fast aus wie eine sehr große von diesen hellen Zellen. Trotzdem die Borax-Karminfärbung hierfür wenig günstig ist, glaube ich erkennen zu können, daß Fasern vorhanden sind, wenigstens sieht man mit sehr starken Vergrößerungen eine wie punktiert aussehende Grundsubstanz in der Zelle. Wie die Figur zeigt, liegt der Nerv zwischen die Zellen des Ektoderms eingekeilt, wie es auch Balfour (1878) beschreibt und abbildet. Der rostrale Fortsatz der Acustico-facialisgruppe ist noch deutlich als runde Masse zu erkennen, wenn sich der ventrale bereits vorbereitet, aber allmählich wird das Gewebe wieder einheitlich.

Der ventrale Mandibularfortsatz zieht sich im Schnitt von der runden Masse des Ganglion rami ophthalmici zwischen Kopfhöhlen und Ektoderm hin und formt schließlich auch einen Nerven, der, vermutlich infolge der Schnittrichtung, wie eine helle ovale Zelle erscheint, die gegen das Ende hin immer flacher und länger wird, um schließlich zu verschwinden. Sie liegt dem Ektoderm ebenso an, wie der vorbeschriebene Nerv. Dieser Nerv ist der Ramus buccalis. Er kreuzt den Ramus maxillaris des Trigeminus, indem er über ihn hinwegzieht.

Die beiden kaudalen Fortsätze sieht man bei der günstigen Schnittrichtung als zwei von Anfang an scharf geschiedene Zellkomplexe, die zuerst auf längere Strecke einander anliegen, aber insgesamt doch ein Ganzes bilden. Weiter kaudalwärts trennen sie sich weit voneinander.

Der dorsal gelegene der beiden Fortsätze, der Gehörfortsatz, nähert sich dem Ohrbläschen, liegt aber hinter und neben, nicht an demselben, wie es im Rekonstruktionsbild aussieht. Erst gegen Ende legt er sich dem Ohrbläschen an, bleibt aber deutlich von ihm unterscheidbar, besonders deutlich bei starker Vergrößerung dadurch, daß die Kerne verschieden gerichtet sind, die mehr rundlichen des Ganglions differieren erheblich mit den langovalen des Ohrbläschens.

Der andere, mehr ventral gelegene Fortsatz ist der Hyoidfortsatz. Er legt sich dem Ektoderm am oberen Ende der Spritzlochspalte an, etwas lateral von der Uebergangsstelle des Ektoderms in das Epithel der Spritzlochspalte. Der Nerv, der vom ventralen Ende der Hyoidganglienmasse ausgeht, der Ramus hyoideus, liegt dem Ektoderm nicht an, sondern verläuft im Mesenchym. Weiter

ventral tritt er an das Ektoderm heran, ein Zweig des Nerven, wohl der erste Anfang des Ramus maxillaris externus, bleibt daran liegen, ist aber sehr bald nicht mehr zu erkennen, ein anderer Zweig oder vielmehr der eigentliche Stammnerv endet im Mesenchym.

Es ist schwer, über den Zusammenhang der Ganglienmasse der Acustico-facialisgruppe mit dem Ektoderm zu berichten, weil sehr große Flächen dem Ektoderm anliegen, bei denen es nicht leicht ist, zu entscheiden, ob wirklich eine Verbindung vorhanden ist. Im Gebiete des ventralen Fortsatzes, wie sich besonders gut auf den Querschnitten erkennen läßt, habe ich eine Zone in das Rekonstruktionsbild eingezeichnet, bei der ich mit Bestimmtheit eine Verbindung konstatieren kann. Sowohl im Ektoderm wie in der Ganglienmasse fand ich Mitosen. Im übrigen ähnelt das Verhalten durchaus der lateralen Verbindung, die ich beim Stadium I vom Glossopharyngeus, beim Stadium II vom Vagus beschrieb. Trotzdem habe ich, wie später zu erörtern ist, gewichtige Gründe, ihr nicht den Wert einer solchen anzuerkennen.

Trotzdem der Hyoidfortsatz der Acustico-facialisanlage dem Ektoderm fast in seiner ganzen Länge anliegt, sind die Verbindungen beider sehr schwach und undeutlich (Taf. XV, Fig. 16). Sie beschränken sich überdies auf die in der Rekonstruktionsfigur eingezeichnete Zone, die zum großen Teil innerhalb der Kiemenspalte liegt. Das kann ich auf der Rekonstruktionsfigur nicht eintragen, da sie ohne Schattierungen bleiben mußte und ich als Kriterium für das Eintragen der Kiemenspalte stets den am weitesten in das Lumen der Kiemenspalte vorspringenden Punkt gewählt habe. Beim Beginn des Nerven verhält sich das Ektoderm recht sonderbar. Nach innen hat es keine scharfe Grenze, und das histologische Bild sieht aus, als hätte sich ein Polster von Ektodermzellen zwischen das eigentliche Ektoderm und den Nerven eingeschoben. Vielleicht ist das darauf zurückzuführen, daß der Nerv ursprünglich fest mit dem Ganglion verbunden war und Ektodermzellen bei der Loslösung mit sich gezogen hat.

Der Glossopharyngeus ist nicht sehr stark vom vorigen Stadium verschieden. Er erscheint etwas kürzer und gedrängter. Er ist mit dem Medullarrohr verbunden, und zwar liegt diese Verbindungsstelle auf den letzten Schnitten, die noch das Ohrbläschen treffen. Histologisch bietet er wieder außerordentlich interessante Aufschlüsse. Seine Kerne liegen nicht sehr dicht, so daß vorzüglich eine Faserung der protoplasmatischen Grundsubstanz zu erkennen ist. Diese Faserzüge teilen sich gabelig, wie es

Taf. XV, Fig. 14 wiedergibt. Der dorsale Zweig geht nach dem lateralen Ektoderm, und zwar nach der Stelle zu, die ich vorher als — laterale — Verbindung mit dem Ektoderm beschrieben habe. Diese Verbindung besteht noch, in der Form, wie Taf. XV, Fig. 15 zeigt. Während wir sie vorher nur durch die Kerne als Verbindung erkannten, sieht man sie jetzt als eine faserige protoplasmatische Masse. Die Figur, die das Verhalten der beiden Zweige zueinander darstellen soll, ist nach einem Schnitt gezeichnet, der die Verbindung beider Zweige zeigt. Der Ventralzweig geht zu der Epibranchialverbindung. Er ist auf dem für die Figur gewählten Schnitt dem Ektoderm nur lateral verbunden, auf weiter hinten gelegenen Schnitten an der ganzen Berührungsstelle. Das Ektoderm hat an dieser Stelle sein gewöhnliches Aussehen wiedergewonnen und die lebhafte Färbung verloren. Nur ganz vereinzelt finden sich noch Mitosen, aber eine unzweifelhafte Verbindung ist noch vorhanden an einer ziemlich ausgebreiteten Zone. In der Nachbarschaft des Ektoderms liegen die Kerne der Ganglienmasse ganz unregelmäßig, weiter nach innen zu sind sie in der Längsrichtung des Ganglions angeordnet. Ein Vergleich der den Glossopharyngeus betreffenden Figuren: Taf. XV, Fig. 10 und 15, und Textfig. 2 charakterisiert sein Verhalten deutlicher, als die Beschreibung es tun kann. Die Bildung der jetzigen deutlichen Zweige ist wohl darauf zurückzuführen, daß sich die Hauptmasse der Ganglienanlage wieder etwas vom Ektoderm zurückzieht, die Verbindung aber an den beiden vorbeschriebenen Stellen aufrecht erhalten wird.

Die Veränderungen, die wir am Vagus erkennen, sind hauptsächlich dadurch bedingt, daß jetzt noch eine weitere Kiemenspalte in seinen Bereich tritt. Die Vagusanlage besitzt also jetzt vier Fortsätze. Mit dieser Modifikation kann ich alles beim Stadium II Gesagte aufrecht erhalten und darauf verweisen, wenigstens was die Gesamtform und das allgemeine histologische Bild anlangt. Die Fortsätze sind gleichmäßiger geworden, das ist vielleicht der einzige erwähnenswerte Unterschied der morphologischen Beschreibung.

Was von histologischen Momenten zu erwähnen ist, will ich jetzt bei der Besprechung der Beziehungen der Vagusanlage zum Ektoderm abhandeln. Der rostral gerichtete Fortsatz des Vagus schickt sich an, sich mit seinem äußersten Ende dem Medullarrohr zu verbinden. Er ist vorwiegend von Fasern gebildet und zeigt relativ sehr wenige Kerne. Der erste Fortsatz, der zum 4. Kiemenbogen geht, verhält sich sowohl in Hinsicht auf seine laterale als

auf seine epibranchiale Verbindung genau wie der Glossopharyngeus. Die Fig. 15 auf Taf. XV könnte ebenso gut für ihn gelten, d. h. wir sehen zwei Zweige, von denen der laterale sich protoplasmatisch dem Ektoderm verbindet, der ventrale durch seine Kerne die Verbindung anzeigt.

Wenn das richtig ist, was ich oben schon sagte, daß wir verschiedene Entwickelungsstadien an den Vaguszweigen sehen können, wenn wir sie von hinten nach vorn gehend untersuchen, so müssen wir auch hier dies Verhalten beobachten können. So ist es auch. Was der zweite Fortsatz zeigt, könnten wir schon theoretisch voraussehen. Wir finden nämlich noch keine Ausbildung eines lateralen und eines ventralen Zweiges. Das Ganglion liegt nahe dem Ektoderm und ist lateral durch eine Protoplasmabrücke mit ihm verbunden. Die epibranchiale Verbindung zeigt das typische Aussehen, welches ich beim Glossopharyngeus des vorigen Stadiums beschrieb: dickes, dunkelrot erscheinendes, vielkerniges Ektoderm, viele Mitosen. Im großen und ganzen haben wir also jenes Verhalten vor uns, das vorher der erste Vagusfortsatz zeigte.

Auch der dritte Fortsatz entspricht den Erwartungen, die man stellen muß. Die laterale Verbindung ist flächenhaft, die epibranchiale eingeleitet, noch nicht ganz so intensiv ausgeprägt wie beim zweiten Fortsatz.

Der vierte und letzte Vagusfortsatz ist mit dem einen Ende ans Ektoderm angelagert, um die laterale Verbindung zu bilden. Das Bild unterscheidet sich an dieser Stelle etwas von den übrigen Verbindungen, weil ein wenig rostralwärts von der vierten Lateralverbindung des Vagus in diesem Stadium die hellen Zellen (Taf. XVI, Fig. 18) beginnen, die die Bildung der Seitenlinie einleiten. Deshalb erscheint die Verbindung durch eine helle plasmatische Zone gebildet und ist nicht durch die Lage der Kerne als solche zu erkennen. Taf. XVI, Fig. 19 ist zur Erläuterung dieses Verhaltens bestimmt. Interessant ist der vierte Vagusfortsatz noch deshalb, weil wir an ihm sehen, in welcher Weise sich die epibranchiale Verbindung bildet. Das ventrale Ende des Fortsatzes legt sich dem Ektoderm an, kurz bevor dieses ins Epithel der Innenseite der Kiemenspalte übergeht. Das, was ich hier als Verbindungsstelle eingezeichnet habe, ist nicht wirklich im ganzen Umfang eine innige Verbindung, sondern, wie wir es bei der lateralen Verbindung sahen, ein Gebiet, wo Ganglion und Ektoderm eng aneinander liegen und nur einzelne Kommunikationen vorhanden sind, vorwiegend nach der Kiemenspalte zu gelegen.

Wir können unsere zusammenfassenden Bemerkungen über die Verbindungen der Ganglien mit dem Ektoderm und ihre Entstehung jetzt noch etwas ergänzen, nachdem wir dieses Stadium betrachtet und besprochen haben. Es bildet sich demnach die epibranchiale Verbindung ähnlich wie die laterale. Wenn beide Verbindungen fertig sind, fängt die Ganglienmasse an, sich wieder vom Ektoderm zurückzuziehen, läßt aber zwei Zweige nach den Verbindungsstellen bestehen.

Uebergänge zu späteren Stadien.

Es bedarf noch weiterer Untersuchungen, um die Schicksale der Ektodermverdickungen und Ganglien in späteren Stadien festzustellen. Eine Schnittserie von einem Spinaxembryo von 3,5 cm Körperlänge, die sich zur Rekonstruktion nicht eignete, stand mir noch zu Gebote. Sie vermittelt den Anschluß an den entwickelungsgeschichtlichen Teil der Untersuchungen von Minckert (1902), die dieser (ebenfalls im Zoologischen Institut zu Jena) über die Lorenzinischen Ampullen anstellte.

Bestimmte Angaben über die Lateral- und Epibranchialverbindung vermag ich nicht zu machen, obwohl es mir wahrscheinlich ist, daß Nerven aus ihnen hervorgehen, wie auch schon van Wijhe und andere Autoren angegeben haben. Ich konnte nur feststellen, daß die Verbindungen bei dem genannten Embryo nicht mehr in der vorher beschriebenen Form bestehen.

Ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß die Ektodermfelder außer für die Sinneslinien auch noch für die Lorenzinischen Ampullen das Material liefern [1]).

Minckert gibt Rekonstruktionsbilder eines Spinaxembryo von 4,5 cm Länge von der Dorsal- und der Ventralseite. Das erstgenannte bilde ich zum Vergleich mit meinem letzten Stadium ab (Textfig. 4). Die Nervenversorgung gibt uns einen Anhalt dafür, welche Sinneslinien aus den bezüglichen Sinnesfeldern entstanden sind. Durch weiteres Wachstum nach vorn haben sich also aus dem Supraorbitalfeld folgende Kanäle entwickelt, für die ich die Minckertsche Nomenklatur beibehalte:

1) der Canalis supraorbitalis, 2) der Canalis suprarostralis, 3) der Dorsalteil des Canalis ethmoidalis, 4) der Canalis occipitalis.

Der letztgenannte Kanal dürfte aus dem über der Anlage des Facialis gelegenen Teil des Supraorbitalfeldes hervorgegangen sein.

---

1) Zur Begründung dieser Annahme vergl. p. 464 und 465.

Aus dem infraorbitalen Ektodermfeld entstehen vermutlich:

1) der Canalis postorbitalis, 2) der Canalis infraorbitalis, 3) der Canalis infrarostralis, 4) der Ventralteil des Canalis ethmoidalis, 5) der Canalis praeoralis, 6) der Canalis medianus.

Aus dem Kiemenfeld ist der Kiementeil des Canalis lateralis hervorgegangen, von der Anlage seines Rumpfteiles war schon beim Stadium III die Rede.

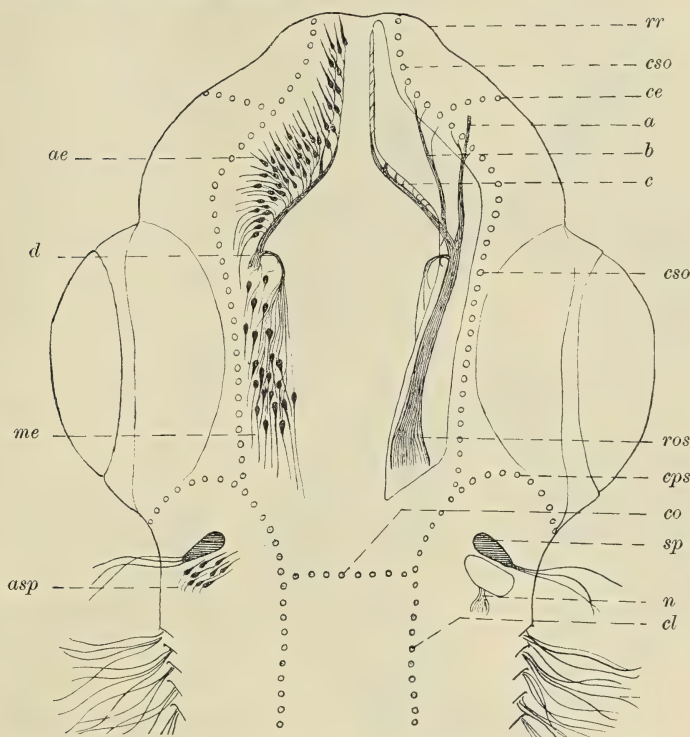


Fig. 4. Kopf eines Embryo von Spinax niger von 4,5 cm Länge, von oben gesehen (nach MINCKERT). Schematische Darstellung der LORENZINIschen Ampullen und der Sinneskanäle. *rr* Regio rostralis, *csr* Regio suprarostralis, *ce* Canalis ethmoidalis, *cso* Canalis supraorbitalis, *cpo* Canalis postorbitalis, *co* Canalis occipitalis, *cl* Canalis lateralis, *ae* Ampullae epicraniales, *asp* Ampullae spiraculares, *ros* Ramus ophthalmicus superficialis, *a b c d* dessen Aeste, *sp* Spritzloch, *n* Nerv zu den Ampullae spiraculares.

Anhang: Torpedo.

Außer den Spinaxembryonen standen mir auch verschiedene Serien von Torpedo zu Gebote. Nur eine einzige davon will ich in den Kreis der Untersuchung ziehen, weil sie uns noch etwas Neues zeigt. Ich hatte anch eine Rekonstruktion dieses Stadiums

angefertigt. Sie genügt jedoch nicht den Anforderungen, die ich für die Veröffentlichung stellen muß, obwohl sie mir zur eigenen Information wertvolle Dienste geleistet hat. Zur ungefähren Orientierung gebe ich eine Abbildung (Taf. XIV, Fig. 4), die unter Hinzuziehung meines Rekonstruktionsbildes nach derjenigen des gleichen Stadiums angefertigt wurde, die in der Abhandlung von H. E. und F. ZIEGLER (1892) enthalten ist.

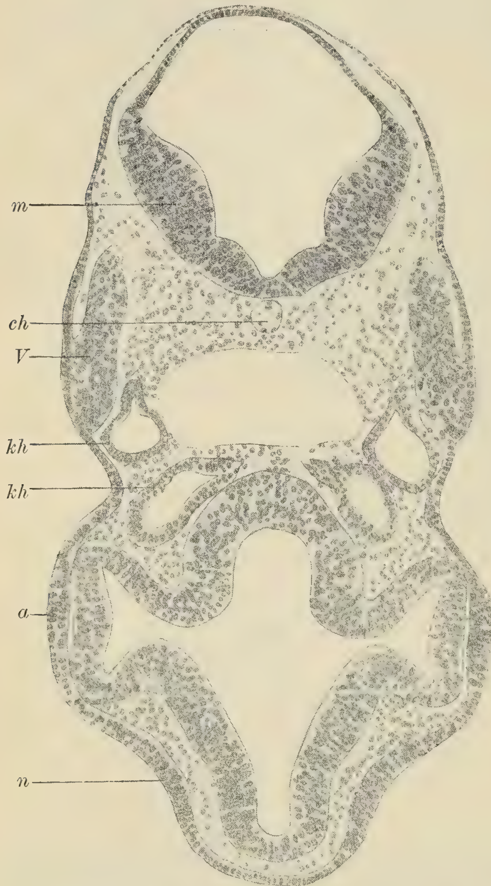


Fig. 5. Querschnitt durch den Kopf eines Embryo von Torpedo ocellata. Zur Lage des Schnittes vgl. Taf. XIV, Fig. 4, *T.5—T.5*. *a* Augenanlage, *ch* Chorda, *kh* Kopfhöhlen, *m* Medullarrohr, *n* Geruchsgrube, *V* Trigeminusganglion.

Der Embryo, den ich der Güte des Herrn Professor Dr. H. E. ZIEGLER verdanke, wird ungefähr dem Stadium J-K (nach BALFOUR-ZIEGLER) angehören. Die Verhältnisse sind noch außerordentlich primitiv.

Die Nasengrube zeigt sich nur als flache Ektodermverdickung, s. Textfig. 5. Auch am Auge sehen wir die Linse erst als Anschwellung des Hautblattes angelegt (Textfig. 5). Dementsprechend ist auch das Gehörorgan noch nicht geschlossen, sondern es stellt sich in Form einer tiefen offenen Grube dar, deren obere Ränder sich vorwölben und dadurch den Zusammenschluß vorbereiten.

Die Ektodermverdickungen zeigen sich sehr deutlich abgegrenzt. Auch hier besteht das Ciliarfeld unabhängig von den anderen. Im übrigen ist nur das Kiemenfeld deutlich entwickelt. Es zeigt keine erwähnenswerten Besonderheiten.

Nur zwei Ganglienanlagen sind deutlich unterscheidbar, nämlich die des Trigeminus und der Acustico-facialisgruppe. Es wird nicht wunder nehmen, daß das Ciliarganglion in diesem Stadium nur einen Teil der Trigeminusanlage repräsentiert.

Die Trigeminusanlage zeigt an zwei Stellen eine Verbindung mit dem Ektoderm, und zwar rostralwärts durch einen vorderen Zipfel mit dem Ciliarfeld, kaudalwärts mit einer Stelle, die keine bemerkenswerte Verdickung, nur etwas höhere Zellen aufweist. Textfig. 5 stellt die kaudale Verbindung vor, die rostrale ist ihr in der Hauptsache ähnlich, nur die Verdickung ist dort ausgeprägter. Dorsal von der kaudal gelegenen Verbindung habe ich noch eine schwache weitere Kommunikation gefunden, jedoch nur einseitig. Die Zweizahl der Verbindungen erklärt sich aus der Zweilappigkeit der ersten Trigeminusanlage, die vordere würde demnach zum Ciliarganglion gehören.

Die Acustico-facialisplatte zeigt uns die interessantesten Verhältnisse, die mich bewogen haben, überhaupt eine Beschreibung dieses Embryos zu geben. Wir finden nämlich an ihr, wie es theoretisch vorauszusehen war, wohlausgebildet eine Epibranchial- und eine Lateralverbindung. Taf. XVI, Fig. 20 ist bestimmt, beide zu zeigen. Die Abbildung macht eine weitere Beschreibung überflüssig, wenn man noch Taf. XIV, Fig. 4 zur Beurteilung zu Rate zieht, denn sie zeigt, daß beide Verbindungen durchaus mit den vorher gegebenen Beschreibungen des Glossopharyngeus und Vagus übereinstimmen.

Zusammenfassung der Befunde und Vergleichung.

Nachdem ich die einzelnen Stadien nacheinander beschrieben und erläutert habe, will ich in diesem Hauptteile die dort gewonnenen Resultate unter eingehenderer Berücksichtigung der bezüglichen Literatur zusammenstellen und verwerten. Die drei Hauptteile dieses Abschnittes sind durch meine Beschreibungen schon gegeben. Ich werde zuerst die Ektodermverdickungen und ihre Beziehungen zu den Sinneslinien noch einmal im Zusammenhange darstellen, daran eine Besprechung der einzelnen Ganglien und ihres Verhaltens dem Ektoderm gegenüber anschließen, um schließlich noch einiges über die Histogenese der Nerven beizufügen.

I. Die Verdickungen des Ektoderms (Ektodermfelder).

Bei der Besprechung der Verdickungen des Ektoderms brauche ich hinsichtlich der Literatur nur auf Mitrophanow einzugehen, da dieser Autor der einzige ist, der sie überhaupt genauer beschrieben hat. Was andere Autoren über sie berichten, beschränkt sich immer nur auf einzelne Teile, insbesondere auf die Plakoden, welche nach meiner Einteilung nicht hier, sondern erst im nächsten Teil zu besprechen sind. Einige weitere Autoren werden noch deshalb zu erwähnen sein, weil unter dieses Kapitel auch die Frage der Entstehung der Sinneslinien fällt.

Der Uebersichtlichkeit halber will ich alle diese Literaturangaben hier zu Anfang im Zusammenhange darstellen, da sonst Wiederholungen nicht zu vermeiden wären. Aus den oben genannten Gründen will ich Mitrophanows Untersuchungen vorausstellen. Leider ist sein Hauptwerk (1892) über diese Frage in russischer Sprache, die ich nicht beherrsche, erschienen. Ich kann mich daher nur an seine Tafelabbildungen halten und an den französischen Auszug seines Werkes (1893). Da ich in vielen Punkten zu ähnlichen Resultaten gekommen bin, wie Mitrophanow, noch ehe ich seine Arbeit kannte, muß ich etwas genauer auf sein Buch: Étude embryogénique sur les Sélaciens“ eingehen, dessen zweites Kapitel sich mit der Entwickelung der Organe der Seitenlinie beschäftigt und unter dieser Rubrik alles enthält, was hierher gehört. Mitrophanows erstes Kapitel werde ich später zu besprechen haben. Seine Untersuchungen sind an Embryonen von Raja und Acanthias angestellt.

Die erste Differenzierung der Sinnesorgane überhaupt entsteht aus einer allgemeinen Verdickung des Ektoderms in der Kiemen- und Gehörregion, deren Grenzen ziemlich unbestimmt sind. Sie verlängert sich allmählich und zieht als breites Band vom Neuroporus nach hinten. Später teilt sie sich einerseits in die Verdickung des Auges und der Nase, andererseits in die der Gehörgrube und der Kiemen. Diese zweite Ektodermverdickung schließt schon die erste Anlage der Sinneslinien in sich. Sie tritt bereits im Stadium G Balfours auf, während Balfour, wie wir unten sehen werden, die ersten Anfänge der Sinneslinien erst im Stadium K beobachtet.

Die allgemeine Ektodermverdickung haben wir vielleicht als eine gemeinschaftliche und gleichmäßige Anlage aller Kopfsinnesorgane anzusehen. Ihre erste Gliederung wäre dann die eben genannte Teilung. Der vorderste Teil, der Nasengrube und Linse bildet, braucht uns nicht weiter zu beschäftigen. Die Gehöranlage unterscheidet sich anfangs nicht von der Kiemenverdickung, doch hebt sie sich bald davon ab, wird zweischichtig und senkt sich ein. Ihre weiteren Schicksale liegen außerhalb des Rahmens unserer Besprechung.

Mitrophanow schildert dann die Kiemenverdickung bei den einzelnen Stadien. Ich kann natürlich nur auf das Wichtigste hiervon eingehen. Nach hinten zu geht die Kiemenverdickung anfangs

kaudalwärts von der jeweilig letzten Kiemenspalte in das Körperektoderm über. Später entwickelt sich kaudalwärts von der letzten Kiemenspalte die Anlage der eigentlichen Seitenlinie. Stellen stärkerer Verdickung zeigen sich über dem Hyoidbogen, später über den Anlagen der Acustico-facialisgruppe und des Vagus. Bei einem Embryo von 22 Tagen — Mitrophanow gibt leider das Alter zumeist nach Tagen an — treten Verdickungen hinter der 2., 3. und 4. Kiemenspalte hervor, die betreffenden Nerven, also Glossopharyngens und 2 Vaguszweige, treten dazu. Allmählich bildet sich ein vorderer Teil über die Kiemenspalten hinaus bis zur Trigeminusanlage, mit der Alterszunahme immer bestimmter werdend. Schließlich sendet dieser Vorderteil einen Ast zum Mandibularbogen, fast im rechten Winkel. Die Verdickungen der weiteren Kiemenspalten sind nicht so bedeutend, dagegen tritt der hinterste oder Lateralteil mehr und mehr hervor und nimmt an Länge zu.

Da über die Nerven, die den einzelnen Teilen der Verdickungen zugehören, keinerlei Differenzen bestehen, kann ich auf meine Beschreibungen und Tafeln hierzu verweisen. Die Bildung der Kiemenspaltenorgane aus der Verdickung heraus habe ich erst später zu besprechen.

Von der eigentlichen Seitenlinie berichtet Mitrophanow: „Disposée immédiatement au-dessus du ganglion du nerf vague, la partie latérale est limitée, en haut, par une sorte de pli dont l'épiderme surpasse plusieurs fois en épaisseur celui des téguments généraux; le pli s'incline derrière les limites de la région branchiale.“ Die obere scharfe Grenze der genannten Falte verschwindet nach vorwärts, die Falte rückt beträchtlich nach hinten und erhebt sich halbkreisförmig über die Haut. Später finden wir die Seitenlinie als tiefe Furche.

Aus den verdickten Leisten des vorderen Teiles bilden sich, bogenförmig das Auge umgreifend, die Anlagen des Supraorbital-Infraorbitalkanales in innigem Zusammenhang mit der Entwickelung der zugehörigen Nerven. Von der Hyoidbogenverdickung geht unten die Anlage des mandibularen Teiles der Sinneslinien aus. Aus dem oberen Teil der Kiemenverdickung sondert sich gleichzeitig mit kleinen suprabranchialen Zweigen der betreffende Teil der Sinneslinien. Aus dem am weitesten kaudalwärts gelegenen Teile der Verdickung entsteht die Seitenlinie des Rumpfes. Ihr proximaler Teil wird aus drei wenig gesonderten Anlagen gebildet, die dem zweiten und den folgenden Vaguszweigen entsprechen.

Ich gehe nun zu dem Werke von Balfour (1878) über. Wie schon erwähnt, spricht Balfour nicht über unsere Ektodermverdickungen. Er beschäftigt sich, soweit sein Buch überhaupt hierher gehört, nur mit den ontogenetischen Vorgängen bei der Entstehung der Sinneslinien, aber seine Beobachtungen sind nicht ausreichend und selbst nicht ganz richtig. Nach ihm erscheint die Seitenlinie zuerst in Form einer breiten kurzen Verdickung der inneren Zellschicht des Ektoderms in der Höhe der Chorda am hinteren Kopfteile und am Anfangsteile des Rumpfes. Das histologische Bild

zeigt uns Cylinderzellen, zwischen deren Basis rundliche Zellen liegen. Dies tritt in einem Stadium in Erscheinung, das unmittelbar auf K folgt. Bei einem sonst fast gleich ausgebildeten reicht die Verdickung schon vom Kopfteile bis zur Gegend der Analöffnung, auf $^2/_3$ ihrer Länge vom Nerv begleitet, der gleich anfangs im Zusammenhang mit ihr beobachtet werden konnte, teilweise gewissermaßen eingekeilt in die Verdickung. Von dem ältesten Teile der Verdickung löst er sich bald ab und senkt sich in das Mesoderm ein, behält aber durch feine Zweige Verbindung mit der Sinneslinienanlage. Diese Einsenkung und Ablösung ist im Stadium L vollendet. In ihrem vorderen Teile ist die Verdickung schmäler geworden, nach hinten zu wird sie breiter und hört dann ganz plötzlich auf. Die Verdickung senkt sich als solide Zellmasse ein, in der sich das Lumen des Kanals durch Dehiscenz bildet. Wenn die Entwickelung so weit fortgeschritten ist — merkwürdigerweise geht hier die Bildung von hinten nach vorn — zieht sich der Kanal von der Oberfläche zurück und senkt sich in die Tiefe. Die sekundären Oeffnungen, die die Kommunikation mit der Oberfläche vermitteln, beginnen sich im Stadium P zu entwickeln.

van Wijhe konnte diesen Entwickelungsgang nicht ganz bestätigen, sondern fand, daß aus der Verdickung zuerst eine Rinne entsteht, deren Ränder sich verlängern und schließlich ganz verwachsen. Vielleicht ist Balfour dadurch getäuscht worden, daß das Hinterende des Sinneskanalanlage beim Fortwachsen eine zapfenförmige Hautausstülpung bildet, die sich eine kurze Strecke kaudorostralwärts über die Ektodermverdickung legt. Van Wijhe findet die Kerne der Sinneslinienanlage in mehreren Schichten liegend und ist bei den tiefsten Lagen im Zweifel, „ob sie zu der Seitenlinie oder zu der Anlage des Seitennerven, welche mit derjenigen des Seitenorgans zusammenhängt, gehören“. Am vorderen Abschnitt der Kiemengegend beobachtet er Ektodermverdickungen, die mit der Anlage des Ramus buccalis des Facialis und der Portio facialis rami ophthalmici superficialis in Verbindung stehen. Er bezeichnet sie als Anlage des Canalis infraorbitalis und des Canalis supraorbitalis.

Bei anderen Autoren, die sich mit den Sinneslinien beschäftigen, habe ich weder Angaben über die Ektodermfelder gefunden, noch selbständige Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Sinneslinien. Ich kann also jetzt ohne weiteres zu meinen eigenen Befunden übergehen und dabei auf meine vorstehenden Beschreibungen (p. 427—457) Bezug nehmen. Auch werde ich noch einiges einzuflechten haben, was in den vorhergehenden Beschreibungen nicht erwähnt ist, da ich es an anderen Serien beobachtete.

Meine Beobachtungen über die Ektodermfelder weichen immerhin in wesentlichen Punkten von denen Mitrophanows ab, insonderheit zeigten meine Embryonen eine ganz andere und kompliziertere Entwickelung des infraorbitalen Kanals. Ich glaube, am besten Anschluß an die Veröffentlichungen des russischen

Autors zu gewinnen, wenn ich vom ältesten Stadium ausgehe, und von dort aus zurückgehend, ein Verständnis der jüngeren Stadien zu gewinnen suche.

Balfour kann hier ganz ausscheiden, da er über die Entwickelungsgeschichte der Sinneslinien am Kopfe und der Ektodermfelder überhaupt nichts berichtet hat. van Wijhe hat zwar die Anlagen des Supra- und Infraorbitalkanals erkannt, aber, wie ich schon oben erwähnte, nichts Genaueres darüber mitgeteilt.

Ich gehe von dem Stadium III (Taf. XIV, Fig. 3) aus. Man sieht hier vorn das Supraorbitalfeld, an welches in diesem Stadium schon der Ramus ophthalmicus superficialis herantritt. Das Infraorbitalfeld, versorgt vom Ramus buccalis des Facialis, ist mit dem Ciliarfeld vereinigt. Das Kiemenfeld ist einheitlich entwickelt, wie es sich in allen Stadien zeigt. Kaudalwärts finden wir den ersten Anfang der Seitenlinie.

Dieses Stadium deckt sich am besten mit Mitrophanows Angaben. Ganz entsprechend seinen Mitteilungen sehen wir die Seitenlinie, das Supraorbitalfeld und das Infraorbitalfeld, sowie dorsal von den Kiemenspalten eine Verdickungsleiste und die Sonderverdickung des Hyoidbogens. Die histologischen Besonderheiten der Seitenlinie gehören aus später anzuführenden Gründen nicht hierher, aber ich muß erwähnen, daß ich nirgends etwas von einer dorsalen Faltung der Seitenlinie bemerkt habe. Möglicherweise haben wir darin einen Schrumpfungsprozeß vor uns, wenigstens hatte sich das Ektoderm an einer Serie, wo ich Aehnliches bemerkte, deutlich vom Mesoderm abgehoben, so daß es eine Falte zu bilden schien.

Hier möchte ich auch nebenbei erwähnen, daß ich an einer Serie von Schnitten genau verfolgen konnte, wie sich das Lumen der Sinneskanäle durch Ueberwölbung von den beiden Rändern her bildet, und nicht durch Dehiscenz. Ich befinde mich mit dieser Anschauung im Einklang mit van Wijhe und Mitrophanow gegenüber Balfour.

Nicht beachtet hat Mitrophanow den sich über dem Dorsalende des Facialis abzweigenden Teil der Ektodermverdickung, in dem ich den Anfang des Canalis occipitalis vermute. Die später den Infraorbitalkanal bildende Verdickungsleiste ist zwar vorhanden, aber anders gestaltet, als es von ihm angegeben ist. Sie zieht sich nämlich dorsal um das Auge herum, über dem Ciliarganglion hinweglaufend, so daß Infraorbitalfeld und Supraorbitalfeld rostralwärts miteinander konvergieren. Ein zweiter Teil des Infraorbital-

feldes entspricht den Angaben des russischen Gelehrten, er zieht im Zusammenhang mit dem Ramus buccalis nervi facialis ungefähr in rechtem Winkel zum Supraorbitalfeld.

Gehen wir zu den früheren Stadien über (Taf. XIV, Fig. 2). Das Supraorbitalfeld ist bei beiden noch relativ kurz, ventralwärts davon finden wir ein deutlich abgegrenztes Ciliarfeld. Das Kiemenfeld zeigt bei den verschiedenen Stadien nur ganz geringe Unterschiede, bedingt durch die Anzahl der Kiemenspalten. Die Seitenlinie ist noch nicht zu erkennen.

Die eben gegebene kurze Charakteristik der jüngeren Stadien gibt uns Aufklärung darüber, wie das merkwürdige Verhalten des Infraorbitalfeldes zu stande kam. Da sich die Verdickung im Stadium III um mehr als den vierten Teil der Augenanlage herumzieht, schien der Name „Infraorbital-Feld“ dort nicht recht am Platze. Er konnte auch nur bedingungsweise gelten, denn wir haben im Infraorbitalfeld keine einheitliche Anlage vor uns. Ein Teil, und zwar der, der in der Einsenkung an der unteren Grenze des Vorderhirns liegt, besteht von Anfang an aus einer stärkeren Verdickungsleiste, die keinen kontinuierlichen Zusammenhang als solche mit dem Supraorbitalfelde zeigt, mit dem sie nur durch schwach verdicktes Ektoderm verbunden ist. Ein anderer Teil besteht in allen jüngeren Stadien gleichfalls selbständig als Ciliarfeld. Dieses über dem Ganglion ciliare gelegene Ektodermfeld gliedert sich also erst sekundär der allgemeinen Ektodermverdickung an, und zwar dadurch, daß es von dem eben genannten ersten Teil des Infraorbitalfeldes durch allmähliches Wachstum erreicht wird. Dazu mag kommen, daß das Ciliarfeld mit der Streckung des Kopfes etwas weiter nach unten zu liegen kommt. Dieser ganze rostralwärts gerichtete Teil, der vom Ciliarfeld abstammt, das sich erst gänzlich isoliert darstellt, ist übrigens im Stadium III kontinuierlich mit dem Supraorbitalfeld verbunden, aber doch scharf als stärkere Leiste unterschieden. Die rechtwinklige Verbindung der beiden Orbitalfelder steht im Zusammenhang mit dem Auftreten des Ramus buccalis und seiner zugehörigen Verdickungsleiste, die erst kurz vor seiner Entstehung sich ausbildet.

Das Supraorbitalfeld reicht im Stadium III kaudalwärts bis zur Gegend des oberen Randes des Ohrbläschens, und zwar ist das der Teil, der vermutlich den Occipitalkanal bildet. Seine Längenausdehnung nach vorn gibt die Rekonstruktionsfigur 3 wieder. Wenn wir die Bildung des Supraorbitalfeldes nun zurück-

verfolgen, so müssen wir bei den Angaben berücksichtigen, daß das Ohrbläschen, das ich vorhin als hintere Grenze dieses Ektodermfeldes bezeichnete, relativ etwas nach vorn rückt beim Aelterwerden der Embryonen. So kann es uns nicht wundernehmen, wenn wir den Hinterrand des Supraorbitalfeldes im Stadium II weit davon entfernt erblicken, ungefähr auf der Höhe des Vorderrandes der Facialisplatte. Die Gesamtrichtung der Leiste stärkster Verdickung dieses Feldes ist immer schräg, so daß das kaudale Ende mehr dorsal liegt als das rostrale. Da die Ausbildung des Feldes sehr rasch vor sich geht, ist es natürlich im Stadium II wesentlich kürzer. Das Stadium I zeigt es als ganz kurze Leiste, die sich zwischen den Dorsalenden der Trigeminus- und Facialisanlage hinzieht.

Ueber das Kiemenfeld habe ich keine neuen Angaben an dieser Stelle zu machen. Meine Untersuchungen bestätigten Mitrophanows Angaben in jedem Punkte. Die Verdickung, die kontinuierlich um die Kiemenbogen herumläuft — ein Verhalten, das man besonders deutlich auf den Schnitten erkennen kann, auf denen der Kiemenbogen keine Verbindung mit dem Stamme zeigt, vergl. Taf. XV, Fig. 6 — beteiligt sich später an der Bildung der Kiemenfäden.

Bei meinen ersten Untersuchungen war ich überzeugt, daß die Verdickung, die sich kaudalwärts vom Kiemenfeld erstreckt, die Anlage der Seitenlinie sei. Nur ihre merkwürdig tiefe Lage fiel mir auf. Daß diese Annahme irrtümlich sei, bemerkte ich sofort, als ich Stadium III genau kennen lernte. Die Verdickung hat keine weitere Bedeutung für diese Untersuchungen, sondern ist weiter nichts als die erste Anlage des Flossensaumes, den wir im Stadium III dann auch ganz deutlich hervortreten sehen. Die wirkliche Seitenlinie ist erst in diesem Stadium III zu erkennen. Am Stadium II, wo wir den vorderen Teil der Sinneslinien, speziell den Supraorbitalkanal schon deutlich angelegt sehen, habe ich trotz schärfster Beobachtung und genauester Vergleichung noch keine Spur von besonderer Differenzierung des Ektoderms an der gleichen Stelle bemerkt. Wohl ist über den letzten Kiemenspalten eine Verdickung vorhanden, aber sie unterscheidet sich in nichts von der allgemeinen Kiemenverdickung.

Die Laterallinie ist also erst im Stadium III unzweifelhaft als solche zu erkennen. Sie entsteht demnach aus einer Verdickungsleiste, die sich dorsal von der Flossensaumanlage entwickelt. Gleich

bei ihrem Auftreten zeigt sie alle die histologischen Besonderheiten, die im letzten Abschnitt dieses Teiles abzuhandeln sind.

Um den Anschluß an die älteren Stadien zu gewinnen, verweise ich auf Stadium IV, d. i. das von Minckert beschriebene. Daran sind die Sinneskanäle schon als scharf hervortretende schmale Ektodermleisten erkennbar. Auf einige Punkte muß ich aber doch eingehen. Ich bin der Ueberzeugung, daß schließlich nicht nur die Sinneslinien, sondern auch die Lorenzinischen Ampullen aus den Ektodermverdickungen hervorgehen, wie es Minckert beschreibt. Dafür sprechen besonders die Ampullae spiraculares und die Ampullae mandibulares, denn Minckert bildet keine mandibularen Sinneskanäle ab, während wir von Mitrophanow wissen, daß die Ektodermverdickung des Hyoidbogens die mandibularen Sinneslinien bei Acanthias und Raja bildet. Leider ließ mich auch Garmans vortreffliche Arbeit (1888) im Stich, als ich mir Gewißheit verschaffen wollte, ob die genannten Sinneslinien dort wirklich fehlen, denn eine Abbildung von Spinax ist darin nicht vorhanden. Fehlen also mandibulare Sinneslinien bei Spinax, so spricht das doppelt dafür, daß aus der Verdickung des Hyoidbogens die Ampullae spiraculares und mandibulares entstanden sind, eine Annahme, die ich übrigens auch aufrecht erhalte, wenn diese Sinneslinien bei Spinax existieren sollten. Daß die Ampullen überhaupt aus Verdickungen der Epidermis hervorgehen, und wie sich dieser Prozeß vollzieht, hat uns ja Minckert gezeigt, und ich sehe keinen Grund ein, sie aus anderen neuen, also sekundär gebildeten Verdickungen abzuleiten, da es höchst unwahrscheinlich ist, daß nach Bildung der Sinneskanäle die in dieser Arbeit beschriebenen Verdickungen verschwinden sollten und neue entstehen, besonders da sie Minckert schon in einem Stadium gesehen hat, wo die Sinneslinien erst durch Ektodermleisten gebildet sind. Ich wollte diese Annahme hier nur deshalb aussprechen, weil bei anderen Autoren merkwürdigerweise nirgends von diesen Beziehungen der Ektodermfelder zu den Ampullen die Rede ist. Sie erklärt vor allem auch einigermaßen, warum die Ektodermfelder so große Ausdehnung besitzen, während zur Bildung der Sinneslinien doch nur ein ganz geringer Teil verwertet wird. Ueber Einzelheiten, insbesondere die örtlichen Beziehungen der Anlagen der Sinneslinien zu denen der Ampullen, müssen erst noch Untersuchungen angestellt werden an Stadien, die zwischen meinem Stadium III und IV liegen. Vielleicht läßt sich dann auch Aufschluß gewinnen über das Ciliarfeld, dessen Entstehung unab-

hängig von den anderen Ektodermfeldern mir bisher nicht ganz erklärlich erscheint. Vor allem wäre zu untersuchen, ob es Beziehungen zu der Bildung der Ganglien oder zu der Entstehung der Ampullen besitzt.

Wenn wir die Hauptergebnisse kurz zusammenfassen, so ergibt sich folgendes:

1) Die Ektodermfelder am Selachierkopfe geben den Kopfsinneslinien und vermutlich auch den Lorenzinischen Ampullen den Ursprung. Aus einem Teil der Ektodermverdickungen der Kiemenbogen entstehen die Kiemenfäden. (Ueber ihre Beziehungen zu den Ganglien s. den folgenden Abschnitt.)

2) Wir unterscheiden vier Ektodermfelder, nämlich das Kiemen-, das Supraorbital-, das Infraorbital- und das Ciliar-Feld. Kiemen- und Supraorbitalfeld hängen von Anfang an zusammen.

3) Ciliar- und Infraorbitalfeld vereinigen sich im Laufe der Entwickelung.

4) Zum Supraorbital- und Infraorbitalfeld gehören Zweige des Facialis, zu jenem der Ramus ophthalmicus superficialis, zu diesem der Ramus buccalis.

5) Die unter 4) genannten Ektodermfelder schließen die ersten Anlagen der gleichnamigen Sinneslinien in sich ein. Somit entstehen die Sinneslinien am Kopfe früher als am Rumpfe (im Gegensatz zu Balfours Untersuchungen).

II. Die Ganglien und ihr Zusammenhang mit dem Ektoderm.

Da ich mein Thema möglichst eng begrenzen möchte, gehe ich nicht auf die erste Entstehung der Ganglien ein und lasse die Frage nach der Ganglienleiste und ihrer Entstehung sowie alle Literaturangaben hierüber vollständig weg. Ich betrachte also die Ganglienmassen von vornherein als gegeben und beschreibe nur ihre morphologischen Veränderungen und ihre Beziehungen zum Ektoderm.

Die meisten Autoren beschäftigen sich vorwiegend mit der ersten Entstehung und weniger mit der späteren Weiterbildung. Ich brauche also auf Balfour u. a. hier nicht einzugehen. Sehr viel hat sich Beard in einer Reihe von Arbeiten mit den Selachier-

ganglien beschäftigt. Diese Arbeiten sind in verschiedenen Zeitschriften zerstreut, enthalten auch nur Detailbilder und lassen Uebersichtsbilder vermissen. Seine Beobachtungen sind mit verschiedenen Theorien verbunden; besonderen Wert legt der englische Forscher auf seine Theorie von den Kiemensinnesorganen. Ich habe eine Anzahl seiner Arbeiten, die mir zugänglich waren, gelesen, halte mich aber im Gedankengang des Ganzen an Berichte darüber, die ich bei anderen Autoren, z. B. v. Kupffer (1891), fand. — Die besten hierhergehörigen Abbildungen gibt uns Froriep (1891), aber seine wichtige Fig. 4 schließt rostralwärts nur die Facialisgruppe noch mit ein, ohne den eigentlichen Kopfteil zu berücksichtigen. Seine kurzen klaren Notizen waren mir im übrigen von hohem Werte. Vorwiegend werde ich mich auch hier an van Wijhe und Mitrophanow halten müssen. Die Frage, ob wir dorsale oder ventrale Wurzeln in den einzelnen Ganglien vor uns haben, habe ich aus dem Spiele lassen müssen, da sie außerhalb der Grenzen meiner Arbeit liegt.

Mitrophanow unterscheidet vier Gruppen von Ganglien am Selachierkopfe:

1) vordere Ganglien vor dem Trigeminus,
2) Gruppe des Trigeminus,
3) Gruppe des Facialis,
4) Gruppe des Vagus.

Nach ihm hat die erste Gruppe bei Raja und Acanthias den Höhepunkt ihrer Entwickelung zu der Zeit, in der 3 Kiemenspalten existieren, oder etwas später. Dann bildet sie sich zurück. Diese erste Gruppe existiert nicht bei allen Formen. Aus ihr geht weder das Ganglion ciliare noch der Olfactorius hervor. Diese Vordergruppe hat also keine Bedeutung für uns.

Ich will die Ganglien des Kopfes nicht in der Reihenfolge von vorn nach hinten behandeln, sondern werde zuerst den Glossopharyngeus, dann nacheinander den Vagus, die Acustico-facialisgruppe und die Trigeminusgruppe besprechen. Ich gehe deshalb vom Glossopharyngeus aus, weil er uns die einfachsten, gewissermaßen typischen Verhältnisse zeigt, die wir mehr oder weniger bei den anderen Nerven wiederfinden. Außerdem wird das Verständnis dadurch erleichtert, daß er nur einem einzigen Kiemenbogen angehört und seine Eigentümlichkeiten längere Zeit hindurch unmodifiziert bewahrt.

Glossopharyngeus.

Im Stadium I tritt uns der Glossopharyngeus schon als ein selbständiges Ganglion entgegen, wenigstens vermochte ich keinen Zusammenhang mehr mit dem Vaguskomplex aufzufinden, von welchem er sich abgeschnürt hat, wie Mitrophanow berichtet.

Das Morphologische läßt sich kurz erledigen, denn wir treffen die denkbar einfachsten Verhältnisse. Das Ganglion stellt einen schmalen Streifen dar, der sich vom kaudalen Rande des Ohrbläschens in den 3. Visceralbogen hinein erstreckt. Späterhin sehen wir, wie das dorsale Ende schmäler, das ventrale breiter wird.

Schon im Stadium I sehen wir, daß der Nerv eine Verbindung mit dem Ektoderm eingeht, ungefähr in Höhe der Chorda (vgl. Taf. XV, Fig. 10). Diese Verbindung bleibt im Stadium II und III erhalten. Beim Vagus wollen wir besprechen, wie sie zu stande kommt. Es ist fraglich, ob an dieser Verbindungsstelle ein Austausch von Kernen stattfindet, und die Autoren, die sie beschreiben, geben auch keine Klarheit darüber. Ich habe jedoch an so vielen Stellen Bilder, wie das in Textfig. 3 vom Vagus abgebildete, gesehen, daß ich nicht daran zweifeln kann. Ich beschrieb oben, daß gleichsam 2 Kerne einen dritten median zu drängen scheinen und daß dieser dritte dann zu den Ganglienkernen tritt. Auch Dohrn erwähnt derartiges. Ich nehme demnach an, daß das Ektoderm an dieser Stelle dem Ganglion Kerne abgibt, glaube aber nicht, daß es sich bei dem Austausch an dieser Stelle um große Mengen von Kernen handelt.

Wie stellen sich nun die Autoren zu dieser Verbindung? Wir finden sie mehrfach erwähnt. Beards Angaben sind unklar; er unterscheidet offenbar nicht scharf zwischen dieser Verbindung und der gleich nachher zu beschreibenden, deswegen sehe ich davon ab, auf seine Branchialsinnesorgane näher einzugehen. Dagegen zweifle ich nicht daran, daß van Wijhes Ramus dorsalis mit dieser Verbindung identisch ist, ebensowohl wie Froriers Seitenorgan hierher gehört und Mitrophanows Nervus lateralis. Ganz ähnliche Verhältnisse liegen bei den Cyclostomen vor. Leider muß ich es mir versagen, auf die interessante Parallele mit dieser daraufhin sehr genau untersuchten Tierklasse einzugehen, möchte aber doch auf v. Kupffers zahlreiche Arbeiten hierüber verweisen und insonderheit auf die vorzügliche kurze historische Uebersicht, die Koltzoff in seiner Entwickelungsgeschichte des Kopfes von Petromyzon Planeri (1902) gibt.

Ich will gleich an dieser Stelle auf die weiteren Schicksale der Lateralverbindung eingehen, wie ich überhaupt alles, was im allgemeinen über den Zusammenhang von Ganglienanlagen und Ektoderm zu sagen ist, am Glossopharyngeus besprechen will, um bei den übrigen Kopfnerven die entsprechenden Verhältnisse nur

möglichst kurz darzustellen und zu untersuchen, wie weit sich die Befunde bei den anderen Ganglienanlagen mit denen am Glossopharyngeus identifizieren lassen. Taf. XV, Fig. 15 läßt erkennen, wie sich die Verhältnisse beim Stadium III gestaltet haben. Die Ganglienmasse hat sich wieder vom Ektoderm zurückgezogen, so daß sich die Verbindung als Zweig vom Ganglion zum Ektoderm darstellt, wir also hier wirklich von einem Ramus lateralis oder dorsalis sprechen können. Ich werde mich auch weiterhin darauf beschränken, von einer Lateralverbindung zu reden, da dieser Ausdruck keinerlei Deutung in die Tatsachen hineinlegt.

In diesem Zurückziehen vom Ektoderm sehen wir den ersten Schritt zur endgültigen Ausbildung, über die mir genaue eigene Beobachtungen fehlen. Ich gebe also nur die Angaben Mitrophanows und Frorieps wieder. Letzterer sagt auch nur, daß aus den Lateralverbindungen — also seinen Seitenorganen — ein Teil des Schleimkanalsystems, nach unserer Ausdrucksweise also der Sinneslinien, entsteht. Mitrophanow gibt auch Einzelheiten an. Er sagt: „Au-dessus de chaque organe branchial“ (von diesen Organen werde ich sogleich zu sprechen haben) „se sépare, en forme de baguette, de la partie supérieure de l’épaississement branchial au niveau de la notocorde, la partie des organes latéraux; leur formation est simultanée avec le développement des petites branches nerveuses suprabranchiales.“ Diese Angaben können leicht einen Irrtum entstehen lassen, vielleicht sogar in sich schließen, dem ich entgegentreten möchte. Gerade am Glossopharyngeus habe ich deutlich gesehen, daß sich als erste Verbindung mit dem Ektoderm die Lateralverbindung bildet, noch ehe irgend ein weiterer Zusammenhang mit dem Ektoderm besteht. Sodann möchte ich nachdrücklich betonen, daß bei Spinax niger nicht eine besondere Verdickungsleiste vorhanden ist, an die dann das Ganglion herantritt, sondern daß wir es nur mit der ausgedehnten Verdickung zu tun haben, welche die Kiemenspalten umsäumt. Die Bildung der suprabranchialen Nervenzweige ist also bei Spinax niger nicht gleichzeitig mit der Bildung einer Leiste, sie kann ihr höchstens vorangehen. Wenigstens tritt an meinen Schnittserien erst nach der oben geschilderten Bildung eines lateralen Nervenzweiges eine lokale stärkere Verdickung hervor, wie sie auch Froriep (1891) abbildet. Vorher wird sie nur dadurch vorgetäuscht, daß die Kerne an der Verbindungsstelle nach innen drängen. Ich bitte, hierzu meine Figuren Taf. XV, Fig. 10 und Textfig. 3 vergleichen zu wollen.

Weit größeres Interesse als die Lateralverbindung, die wir eben besprochen haben, kann eine weitere Verbindung beanspruchen, die ich bisher als Epibranchialverbindung bezeichnete. Sie bildet sich später als die laterale, die wir im Stadium I schon bemerkten, während die epibranchiale erst im Stadium II zu sehen ist. Ich möchte wegen der Wichtigkeit der Sache noch einmal kurz referieren, wie sie sich darstellt, und dazu auf die Textfigg. 2 und 3 verweisen, deren erste dem Glossopharyngeus, die zweite dem Vagus gilt. Wir sehen an der dorso-kaudalen Wand der Kiemenspalte, nahe der Stelle, wo sich diese nach außen öffnet, eine enorme Anhäufung von Zellkernen, die sich schon bei schwacher Vergrößerung durch sehr lebhafte Färbung bemerkbar macht, mit zahlreichen Spuren von Kernteilungsfiguren, seien es nun Mitosen, seien es andere Möglichkeiten einer Zellproduktion. Mit dieser Verdickung ist das Ganglion eine Anzahl von Schnitten hindurch kontinuierlich verbunden. Es ist außer Zweifel, daß von dieser Stelle des Ektoderms aus in die Ganglienanlage eine enorme Anzahl von Kernen einwandert. Natürlich kann man das an Präparaten nicht direkt beobachten, aber dennoch ist dieser Schluß mit Bestimmtheit zu ziehen, denn eine so auffallende Produktion von Zellelementen findet nicht grundlos statt. Einen weiteren Beweis für meine Behauptung finde ich darin, daß späterhin die Ganglienanlage in ihrem ventralen Ende erheblich verdickt erscheint gegenüber dem dorsalen. Man darf die prinzipielle Bedeutung dieses Vorganges nicht unterschätzen, ich möchte aber doch darauf hinweisen, daß uns dieser Prozeß weniger auffallend erscheinen wird, wenn wir bedenken, daß die Ganglienanlagen doch jedenfalls direkt oder indirekt vom Ektoderm abstammen, gleichviel ob man sich über die Art und Weise der Entstehung der Kopfganglien nun der Ansicht Balfours, Beards, Goronowitschs oder anderer Forscher anschließen will.

Bei den Autoren hat die Epibranchialverbindung eine sehr verschiedenartige Deutung gefunden, je nach der Wichtigkeit, die sie ihr beilegten. van Wijhe hat sie offenbar nicht in ihrer ganzen Bedeutung erkannt. Er spricht sie einfach als Ramus ventralis der Ganglienanlage an und legt dar, daß von dieser Stelle sein Ramus posttrematicus, praetrematicus und pharyngeus ausgeht. Immerhin ist das schon ein wesentlicher Fortschritt Balfour gegenüber, der die Epibranchialverbindung, so auffallend und leicht erkennbar sie ist, überhaupt nicht beobachtet hat. Froriep nennt diese Verbindungsstellen mit Beard Kiemenspalten-

organe. Aus dem Kiemenspaltenorgan des zweiten Vagus geht nach Froriep die Thymus hervor, eine Ansicht, die jedoch von anderen Seiten bestritten wird. Beard legt großen Wert auf seine Theorie, daß die Kiemenspaltenorgane embryonale Sinnesorgane von großer phylogenetischer Bedeutung seien. Meiner Ansicht nach ist es vor allem wesentlich, daß das Ektoderm an dieser Stelle Zellen für die Ganglienanlage produziert. Dohrn bezweifelt später selbst, daß die merkwürdigen Detailangaben, die er in der 17. Studie über die Teilnahme des Ektoderms an der Bildung der Ganglienzelle macht, richtig sind. Mitrophanow nennt die Epibranchialverbindungen bei den Selachiern „organes branchiaux“, erwähnt aber kaum ihre produktive Bedeutung für die Ganglienanlagen.

Eine eingehende Beschreibung der weiteren Schicksale dieser Kiemenspaltenorgane oder Epibranchialverbindungen findet sich nirgends. Auch Frorieps Angaben füllen diese Lücke nicht aus, da er nur über die Thymusanlage Näheres mitteilt. Nach meinen Beobachtungen lockert sich allmählich der intensive Zusammenhang zwischen Ektoderm und Ganglienanlage. Die Trennung vollzieht sich nach und nach, zuerst auf der medianen Seite, von dort nach der lateralen fortschreitend. In Taf. XV, Fig. 15 sehen wir medialwärts die Trennung schon vollzogen, während lateral noch eine Verbindung besteht. In dem Zeitraum, in dem der Trennungsprozeß vor sich geht, kehrt auch das Ektoderm zu seiner normalen Beschaffenheit zurück. Die Dicke läßt erheblich nach, aus der vielreihigen Zellschicht wird wieder eine zwei- bis dreireihige. Die Kontinuität der Verbindung geht mehr und mehr in Kontiguität über. Lange Zeit hindurch sehen wir noch, daß die Ganglienmasse dem Ektoderm anliegt, von ihr getrennt durch eine helle Grenzlinie, die bei schwacher Vergrößerung stark hervortritt, bei starker aber nicht so auffällt. Noch in späten Stadien ist dieses Verhalten an anderen Stellen zu erkennen. Ich konnte nicht ermitteln, ob wirklich Nervenzweige aus der Epibranchialverbindung hervorgehen, gesehen habe ich an meinen Präparaten nichts davon. Ich halte mich daraufhin jedoch noch nicht für berechtigt, der Ansicht van Wijhes (s. oben) entgegenzutreten.

Ich möchte jedenfalls betonen, daß die Ganglienanlage eine starke Zufuhr von Zellen aus dem Ektoderm erhält von den Stellen aus, die gewöhnlich als Kiemenspaltenorgane bezeichnet werden. Ob diese Kiemenspaltenorgane Sinnesorgane darstellen, ist dabei meiner Ansicht nach in diesem Zusammenhange von

untergeordneter Bedeutung. Nach Abgabe des Zellmaterials löst sich die Verbindung allmählich, und es wird ungefähr der Zustand wiederhergestellt, der vor der Verbindung bestand. Die Abgabe von Zellmaterial ist bei der Epibranchialverbindung erheblich stärker als an der Lateralverbindung. Ich erachte es nicht als festgestellt, daß die abgegebenen Ektodermzellen ganz bestimmte Teile der Ganglien bilden, wie es Dohrn (1891) annimmt. Eine genaue Untersuchung hierüber würde wohl auch großen Schwierigkeiten begegnen, aber sie wäre mittels feinerer histologischer Methoden wohl denkbar.

Diese eingehende Behandlung der Verhältnisse beim Glossopharyngeus soll uns die Brücke bilden zum Verständnis der anderen Ganglienanlagen. Der Vagus, dessen Besprechung ich hier anschließen will, wird darin die wenigsten Schwierigkeiten machen.

Vagus.

Das Verhalten des Vagus wird uns am leichtesten verständlich, wenn wir uns klar machen, daß jeder branchiale Abschnitt (Kiemenbogenast) desselben sich ebenso verhält wie der Glossopharyngeus. Daß diese Kiemenbogenäste, die an Zahl den jeweilig hinter dem 3. Visceralbogen durchgebrochenen Kiemenspalten gleich sind, miteinander zu einer Einheit verbunden sind, ändert daran nichts. Auch die morphologische Gestaltung des Vagus läßt sich durch diesen Hinweis erklären. Wir sehen eine langgestreckte Ganglienmasse, die schräg zur Längsachse des Körpers liegt, und zwar so, daß ihr kaudales Ende sich der Ventralseite nähert. Zur 4. bis 6. Kiemenspalte geht je ein Fortsatz vom Stamme aus.

Wenn wir die 3 Rekonstruktionsfiguren miteinander vergleichen, um die Beziehungen des Vagus zum Ektoderm festzustellen, so ergibt sich folgendes:

Stadium I: Der erste Ast des Vagus zeigt eine schwache Lateralverbindung, weitere Verbindungen sind noch nicht ausgeprägt.

Stadium II: Der erste Ast hat Lateral- und Epibranchialverbindung. Die Ganglienmasse liegt dem Ektoderm nahe. Der zweite und dritte Ast lassen die Lateralverbindung erkennen, haben aber noch keine Epibranchialverbindung. Die Lateralverbindung des zweiten Astes ist flächenhaft, die des dritten stellt eine umschriebene Zone von Einzelverbindungen dar.

Stadium III: Bei allen 4 Aesten des Vagus sind Lateralverbindung und Epibranchialverbindung vorhanden oder doch eingeleitet mit folgenden Unterschieden. Der erste Ast verhält sich

wie der Glossopharyngeus des gleichen Stadiums, d. h. rostralwärts beginnt sich die Ganglienmasse vom Ektoderm zurückzuziehen, wobei die Verbindungen als Zweige bestehen bleiben. Beim zweiten Ast liegt die Ganglienmasse dem Ektoderm an, die Lateralverbindung ist auf eine kleine Stelle beschränkt. Der dritte Ast besitzt eine flächenhafte Lateralverbindung, die Epibranchialverbindung zeigt noch nicht das Stadium maximaler Zellvermehrung. Am vierten Fortsatz sehen wir an der Lateralverbindung die bei der Beschreibung erwähnte Modifikation (vergl. p. 453), die durch die beginnende Ausbildung der Seitenlinie hervorgerufen wird. Die Epibranchialverbindung ist eben im Entstehen.

Diese Gegenüberstellung zeigt uns am deutlichsten, daß die Lateralverbindung früher als die epibranchiale entsteht, wie ich schon beim Glossopharyngeus erwähnte. Ich bin der Meinung, daß zu jedem Zweige nur eine epibranchiale und eine laterale Verbindung gehört. Ich glaube, daß Froriep (1891) sich bei der Beobachtung dadurch verwirren ließ, daß in einem gewissen Stadium die laterale Verbindung eine Zone von Einzelkommunikationen darstellt. van Wijhe beschreibt richtig, daß jeder der 3 vorderen Vagusausläufer mit dem verdickten Epithel der oberen hinteren Wand der vor ihm befindlichen Kiemenspalte verschmilzt. Auch am vierten hat er die Verbindung gesehen. Er spricht den vierten Vagusausläufer als Ramus intestinalis an, ebenso Mitrophanow. Die Lateralverbindung repräsentiert die Rami supratemporales van Wijhes, die einen Zweig der Rami dorsales darstellen sollen, während der andere nach van Wijhe durch den Nervus lateralis gebildet wird.

Meinem Hinweis bei der Besprechung des Glossopharyngeus zufolge will ich nochmals kurz rekapitulieren, in welcher Weise die Lateralverbindung entsteht. Ganglienanlage und Ektoderm nähern sich auf einer größeren Fläche und legen sich aneinander an. Dann entstehen einzelne Kommunikationen, schließlich verbindet sich die ganze Fläche. Von dieser flächenhaften Verbindung bleibt nur eine eng umgrenzte Stelle übrig. Das Ganglion entfernt sich wieder vom Ektoderm, so daß die Verbindung nun als Zweig vom Ganglion zum Ektoderm bestehen bleibt.

Acustico-facialisgruppe.

Bei der Acustico-facialisgruppe hatte ich anfangs Schwierigkeiten, die beiden Verbindungen der Ganglienmasse mit dem Ektoderm zu finden. Im Stadium III sind zwei Verbindungszonen ein-

gezeichnet, die eine im Gebiete des Mandibularfortsatzes, die andere in dem des Hyoidfortsatzes. Die letztere scheint auf den ersten Blick, besonders in der Rekonstruktionsfigur, einer Epibranchialverbindung zu entsprechen, wie Froriep auch gezeichnet und angenommen hat. Ich teile aber diese Auffassung nicht. Es würde mir schon an sich wunderbar erscheinen, daß diese vor dem Glossopharyngeus gelegene Ganglienanlage später erst mit dem Ektoderm in Verbindung treten sollte als der Glossopharyngeus. Die histologische Beschreibung an den entsprechenden Stellen im vorigen Kapitel legt deutlich dar, daß von einer Epibranchialverbindung keine Rede sein kann, weder hier noch am Ventralfortsatze, das histologische Bild würde eher einer Lateralverbindung entsprechen, die es aber der Lage nach auch nicht sein kann. Ich stehe nicht an, beide Verbindungen als sekundäre zu bezeichnen, die für die hier zu erörternden Beziehungen bedeutungslos sind. Da es aus der Rekonstruktionsfigur nicht ohne weiteres hervorgeht, weise ich noch darauf hin, daß die echten Epibranchialverbindungen vorwiegend an der dorsokaudalen Wand der Kiemenspalte liegen, während die des Hyoidfortsatzes lateral davon liegt, die des ventralen Fortsatzes überhaupt keine Beziehungen zur Kiemenspalte besitzt. Ich konnte nicht ermitteln, was diese sekundären Verbindungen zu bedeuten haben, ich glaube nicht, daß sie von Wichtigkeit sind.

Meine Spinaxembryonen ließen mich für diese Gruppe im Stich, aber der Torpedo, den ich im Anhang des beschreibenden Teiles dargestellt habe, gab die erwünschte Aufklärung. Nach dem Vorgange anderer Autoren kann ich wohl ohne Bedenken annehmen, daß ein Spinaxembryo auf gleicher Entwickelungsstufe keine wesentlichen prinzipiellen Unterschiede diesem Torpedo gegenüber aufweisen würde, wenn sich auch sonst kleine Verschiedenheiten geltend machen mögen. Ich fand nämlich bei ihm eine typische Epibranchialverbindung und Lateralverbindung. Die erstere zeigt Taf. XVI, Fig. 20. Sie liegt an der dorso-kaudalen Wand der Spritzlochspalte, verhält sich also genau wie alle anderen Epibranchialverbindungen. Ebenso ist es mit der Lateralverbindung, die etwas mehr rostralwärts zu finden ist. In Lage und histologischem Aussehen entspricht sie derjenigen, welche ich bei Spinax am Glossopharyngeus sah.

van Wijhe beschreibt die Epibranchialverbindung als Ramus ventralis. „Aus dieser Verschmelzungsstelle wachsen in späteren Stadien sowohl der Ramus palatinus (Ramus pharyngeus) als der

Zweig zur Pseudobranchie des Spritzloches (Ramus praetrematicus) aus.“ Eine Erwähnung der Lateralverbindung vermisse ich. Mitrophanow erwähnt auch nur die Epibranchialverbindung und eine Verbindung mit dem Ohrbläschen, wie ich sie bei der Stadienbeschreibung dargestellt habe.

Trigeminusgruppe.

Am Trigeminus habe ich die beiden Verbindungen nicht auffinden können. Wohl existieren 2 Verbindungen bei dem Torpedoembryo — eine davon zeigt Textfig. 4 — aber ich vermag sie in keiner Weise mit einer Epibranchial- oder Lateralverbindung zu homologisieren. Ich möchte es auch unterlassen, wie Beard künstliche Hypothesen hierfür aufzustellen. Auch habe ich nichts Aehnliches finden können, wie es Brauer (1904) von dem Trigeminus der Gymnophionen beschrieben hat. An den 3 rekonstruierten Stadien von Spinax ist nirgends eine Verbindung des Ektoderms mit der Ganglienanlage vorhanden außer am Ciliarganglion. Jedoch muß ich es auch von dieser dahingestellt sein lassen, welche Deutung ihr zuzuschreiben ist.

Zusammenfassung.

In wenigen Sätzen möchte ich die Hauptergebnisse über die Beziehungen zwischen Ganglien und Nerven noch einmal präzisieren.

1) Sämtliche Ganglien, die zum Bereich der Kiemenregion gehören, nämlich Acustico-facialis, Glossopharyngeus und Vagus, gehen im Bereich jedes Kiemenbogens je eine doppelte Verbindung mit dem Ektoderm ein, eine laterale und eine epibranchiale.

2) Die Lateralverbindungen liegen ungefähr auf der Höhe der Chorda oder etwas ventral davon. Aus den Verbindungsstellen bildet sich später der betreffende Teil der Sinneslinien.

3) Die Epibranchialverbindungen liegen an der dorso-kaudalen Wand jeder Kiemenspalte (entsprechend den „Kiemensinnesorganen“ der Autoren). Sie werden erst nach den Lateralverbindungen gebildet. Aus diesen Verbindungsstellen gehen später verschiedene Nerven hervor (van Wijhe).

4) Durch beide Verbindungsstellen sieht man Kerne aus dem Ektoderm in die Ganglienanlage einwandern. Diese Einwanderung ist schwach an den Lateralverbindungen, dagegen enorm stark an den Epibranchialverbindungen.

5) Es ist nicht unzweifelhaft festgestellt, ob sich der Trigeminus ebenso verhält wie die Ganglienanlagen der Kiemenregion.

Zur Histogenese der Nerven.

Meinen ursprünglichen Plan, die Histogenese der Nerven an Selachierembryonen zu studieren, konnte ich nicht zur Ausführung bringen, weil die Stadien sich nicht eng genug aneinander anschlossen und weil bei den Institutsserien die Färbung nicht für diesen Zweck eingerichtet war. Ich will also nur einige Beobachtungen mitteilen, die spätern Untersuchern vielleicht von Wichtigkeit sein können.

Aus der Beschreibung der Stadien geht schon hervor, daß man drei verschiedene Bildungstypen von Nerven am Selachierkopf unterscheiden kann:

1) Die Bildung von Nerven längs des Ektoderms. Sie geht zunächst intraepithelial vor sich, später rückt dann der Nerv aus dem Ektoderm heraus und senkt sich in das Mesenchym ein. Diese Bildungsweise finden wir bei den Nerven, die vom Facialis- und Vagusganglion ausgehen, also bei dem Ramus ophthalmicus superficialis, Ramus buccalis und Nervus lateralis. Wahrscheinlich gilt diese Bildungsweise auch für den Ramus hyoideus des Glossopharyngeusganglions.

2) Die Bildung der Nerven, welche aus der Epibranchial- und Lateralverbindung der Ganglien hervorgehen. Diese Bildungsweise fällt nicht in den Bereich meiner Untersuchung. Sie käme in Betracht für die Anlage des Facialis, Glossopharyngeus und Vagus. Hinsichtlich des Trigeminus sind noch neue Untersuchungen nötig.

3) Die Bildung von Nerven, die frei das Mesenchym durchziehen oder im Anschluß an die mesodermalen Kopfhöhlen entstehen. Als Vorläufer dieser Nerven sehen wir regelmäßig einen Strang von Zellen mit länglichen Kernen. Als Beispiel seien genannt der Oculomotorius und die vom Tri-

geminusganglion ausgehenden Nerven, also der Ramus mandibularis, maxillaris etc.

Ich will nur über den ersten Typus der Nervenbildung einige Mitteilungen machen. Allerdings können sie die Frage der Entstehung der Nerven nicht zur Entscheidung bringen.

Bei der Beschreibung des Stadiums II habe ich erwähnt, daß sich eigentümliche helle Zellen an der Innengrenze des Ektoderms im Bereiche des Supraorbitalfeldes finden (vgl. Taf. XV, Fig. 13). Ich glaube, daß es dieselben sind, welche Dohrn in seiner 17. Studie folgendermaßen beschreibt: „In dem grauvioletten Plasma erkennt man nämlich mit großer Deutlichkeit eine kreisrunde hellglänzende Stelle, welche den ganzen Schnitt durchsetzt, also beim Heben und Senken des Tubus als ein glänzender Cylinder in der Plasmamasse verfolgt werden kann. Der Kern wird auf diesem Anfangsstadium durch das Auftreten dieses glänzenden Cylinders gar nicht affiziert, er liegt als runde Scheibe daneben, resp. liegt dieser glänzende Cylinder neben dem Kern . . . Hin und wieder habe ich in demselben Strange zwei resp. sogar drei solcher Cylinder bemerkt, aber dann waren auf demselben Schnitte oder auf den folgenden auch zwei oder drei Kerne zu sehen, es handelte sich also dabei um mehrere Zellen."

Dohrn will beobachtet haben, wie sich daraus der Nerv bildet. Ich enthalte mich solcher Schlüsse, weise aber darauf hin, daß wir im nächsten Stadium an derselben Stelle, wo die hellen Zellen lagen, einen Nervenquerschnitt treffen (Taf. XV, Fig. 11, 12, 13, und Taf. XVI, Fig. 17).

Ich kann nicht entscheiden, ob die Nervenfasern aus jenen hellen Zellen entstehen, welche als Vorläufer des Nerven erscheinen, oder ob sie im Sinne der Neuronenlehre von den Ganglien aus herankommen und die hellen Zellen nur als Wege benutzen.

Die Sinneslinien bei Torpedo.

Da ich ursprünglich die Entwickelung der Sinneslinien von den ersten Anfängen bis zu der definitiven Ausgestaltung verfolgen wollte, habe ich auch die Ausbildung der Sinneslinien bei Torpedo in den Kreis der Untersuchung gezogen. Freilich stehen diese Mitteilungen mit der vorstehenden Arbeit nur in einem lockeren Zusammenhang, weil ich die zwischenliegenden Stadien nicht bearbeiten konnte. Ich glaube aber, daß die allmähliche Ausbildung

der Sinneslinien bei Torpedo doch der Beschreibung wert ist, da sie mit den ganzen Formveränderungen des Torpedoembryo zusammenhängt.

Das Material für diese Untersuchungen bestand in einer Anzahl trefflich konservierter Embryonen von Torpedo ocellata aus der Zoologischen Station zu Neapel. Die Zeichnungen sind nach der Natur unter Zuhilfenahme meiner Skizzen von Herrn A. Giltsch in Jena in künstlerischer Weise ausgeführt worden.

Ich möchte bei diesen morphologischen Darstellungen von dem Bilde ausgehen, welches uns das fertig ausgebildete System zeigt, wie es Garman (1886) von Torpedo californica und marmorata, Fritsch (1890) von Torpedo ocellata abbildet. Am ausgebildeten erwachsenen Tier ist es von außen nicht zu sehen, kann aber durch Wegnehmen der Haut leicht sichtbar gemacht werden; am Embryo und jungen Tier läßt es sich selbst in vollständig entwickelten Stadien, wie eines auf Taf. XVI, Fig. 25 dargestellt ist, schon äußerlich in Form weißer Linien erkennen. Der in Rede stehende Embryo hat eine Länge von 56 mm. Auf die einzelnen Teile des Systems brauche ich an dieser Stelle nicht einzugehen, da es hier nur auf das Gesamtbild ankommt. Bei einem Embryo von Torpedo im vorgenannten Stadium hat man den Anblick, als sei eine helle Fransenschnur in bestimmten Figuren unter der Epidermis ausgebreitet. Die Fransen werden durch die Seitenröhrchen (tubules Garmans) gebildet, während die Schnur durch die kontinuierlichen Röhrchen (tubes Garmans) dargestellt wird, die dem ganzen Sinnesorgan den Namen Seitenlinien oder Seitenkanäle verschafft haben. Zwischen je 2 Fransen ist regelmäßig eine punktförmige Oeffnung sichtbar. Diese Oeffnungen gehören zu dem System der Lorenzinischen Ampullen und repräsentieren je eine Mündung der von ihnen ausgehenden Gallertröhren (cfr. Fritsch, 1893).

Wenn man zurückverfolgt, wie diese Fransenschnur in der Zeit aussieht, in der sie zuerst äußerlich sichtbar wird, so ergibt sich folgendes. Bei meiner Embryonenserie von Torpedo ocellata treten die Sinneslinien anfangs nur als einfacher, heller Streifen bei einem Embryo von 19 mm Körperlänge (Taf. XVI, Fig. 21 und 21a) hervor. Er wird unterhalb der Mündungen der Ductus endolymphatici sichtbar und erstreckt sich bis etwa in die Gegend des Ursprunges der Bauchflosse in Form eines langgestreckten, nach hinten offenen Hufeisens, dessen ausgezogene Schenkel den vorderen Teil des Canalis lateralis bilden, wogegen wir in dem

Verbindungsstück den Canalis auralis Garmans (Canalis occipitalis Minckerts) zu sehen haben.

Die Gesamtform dieses Embryo entspricht ungefähr der eines Rhinobatus. Die Abplattung des Rumpfes ist noch gering, aber der Körper beginnt bereits nach der Seite auszuwachsen, wodurch die Brustflossen eine etwas schräge Stellung zur Körperlängsachse bekommen. Die Aehnlichkeit mit dem fertig ausgebildeten Individuum ist noch gering, weil die Brustflossen scharf vom Körper abgesetzt sind und nicht den Vorderkörper umsäumen wie später.

Die Kiemenspalten sind schon in diesem Stadium von der dorsalen Seite nicht mehr sichtbar, aber man erkennt noch an Einsenkungen, wo sie sich befunden haben.

Das nächste Stadium — Körperlänge 22 mm — gewinnt schon größere Aehnlichkeit mit dem ausgebildeten Tiere (Taf. XVI, Fig. 22 und 22a). Der Vorderkörper ist erheblich verbreitert, vorwiegend wohl durch die Ausbildung des elektrischen Organs. Die Gestalt der Brustflosse hat sich stark geändert. In großer Ausdehnung liegt sie dem Körper an. Am Vorderende — also an ihrem Wachstumspunkte — sieht sie wie eingerollt aus. Im übrigen zeigt sie lediglich eine Weiterbildung nach vorn und hinten zu. Die Canales laterales sind verlängert bis zur Höhe der Rückenflossen, nach vorn erkennen wir den Anfang des Kranialkanales Garmans. In der Höhe der Brustflosse zweigt sich fast senkrecht der für die Rajiden charakteristische Canalis pleuralis ab, der hier nur bis zur Ansatzstelle der Flosse reicht.

Man darf wohl aus der Zeit und Deutlichkeit des Auftretens Schlüsse auf die Phylogenie der Sinneslinien ziehen. Als den ältesten Teil hätten wir demnach die Canales laterales anzusehen; auch ihre Kommunikation (Canalis auralis sive occipitalis) mag ein hohes stammgeschichtliches Alter haben. In den Pleuralkanälen muß man eine Anpassung an die veränderte Körpergestalt der Rajiden erblicken, welche durch die starke Abflachung und die Ausdehnung des Körpers in lateraler Richtung, insbesondere auch durch das Vorwachsen der Brustflosse bedingt ist [1]).

1) Wenn man die Lebensweise der Rochen in Betracht zieht — sie halten sich vorwiegend auf dem Grunde des Meeres auf — so erhält man (von den zahlreichen Gründen, die sich außerdem dafür anführen lassen, abgesehen) daraus eine Bestätigung der Ansicht F. E. Schulzes (1870), daß die Seitenlinien ein Organ seien „zur Wahrnehmung von Massenbewegungen des Wassers gegen den Fischkörper oder dieses gegen die umgebende

Man kann es ebenfalls als Anpassung deuten, daß sich das Hauptausbreitungsgebiet der Seitenlinien der Rajiden auf der dorsalen Seite findet. Dann wäre das Fehlen des Seitenorgansystems auf der ventralen Seite der Torpedineen eine Bestätigung des Gesetzes von der Verkümmerung der Organe infolge Nichtgebrauches.

Im nächsten Stadium — Körperlänge 24 mm — sehen wir, daß die Wachstumsprozesse am Vorderkörper und der Brustflosse noch weiter fortgeschritten sind (Taf. XVI, Fig. 23). Für die Entwickelung der Sinneslinien ist dieses Stadium sehr bemerkenswert, weil es den Anfang der Bildung der Seitenkanälchen zeigt.

Die Sinneslinien erschienen bisher als vollkommen gleichmäßige schmale Streifen. Taf. XVI, Fig. 21, 21a, 22 und 22a geben dies Verhalten deutlich wieder. Endlich sehen wir eine Aenderung sich vorbereiten. In regelmäßigen Abständen zeigen sich Verdickungen, Knoten, in der ganzen Ausdehnung der Sinneslinien (Taf. XVI, Fig. 23). Diese Anschwellungen sind, wie schon angedeutet, die ersten Anfänge der Seitenröhrchen. Die Gesamtentwickelung des ganzen Systems ist etwas fortgeschritten. Die Sinneslinien sind in ihren Hauptzügen schon deutlich erkennbar ausgebildet. Besonders beachtenswert ist das allmähliche Wachstum des Pleuralkanals. Es entspricht dem Wachstum der vorderen Extremität, welche allmählich das elektrische Organ umgreift, daher erhält der Pleuralkanal schließlich am Vorderrande des Kopfes eine Verbindung mit dem kranialen Teil der Sinneslinien.

Der nächste abgebildete Embryo — Körperlänge 30,5 mm — hat im allgemeinen schon die Gestalt des fertigen Tieres. Das elektrische Organ tritt bei ihm außerordentlich scharf hervor.

Die Knoten an den Sinneslinien des vorher beschriebenen Stadiums sind zu kurzen Röhren ausgewachsen (Taf. XVI, Fig. 24), die aber ohne Oeffnung nach außen sind. Mehr und mehr verlängern sich diese, gewinnen eine äußere Oeffnung und geben uns schließlich das Bild des vorher beschriebenen fertig entwickelten Tieres (Taf. XVI, Fig. 25). Die umstehende Textfig. 6 zeigt schematisch in vier Entwickelungsstufen, wie die Seitenröhrchen

---

Flüssigkeit, sowie von groben, durch das Wasser fortgeleiteten Stoßwellen mit längerer Schwingungsdauer, als sie den das Gehörorgan affizierenden Wellen zukommt". Fritsch (1893) spricht sich in seiner ausgezeichneten Arbeit über die elektrischen Fische neuerdings für diese — wie oben erwähnt — schon 1870 von Schulze ausgesprochene Meinung aus.

entstehen: gerade, parallelwandige Röhre — einseitige Anschwellung derselben — kurzes Seitenkanälchen ohne Oeffnung nach außen — ausgebildetes langes Seitenkanälchen mit Oeffnung.

Um die Bedeutung dieser Seitenröhrchen verständlich zu machen, muß ich kurz auf die Histologie des Systems der Sinneslinien eingehen. Es zeigt bei der histologischen Betrachtung folgendes Bild: Auf einer fibrösen oder faserknorpeligen Unterlage liegt ein zweischichtiges kubisches Epithel. An den Stellen, wo Nerven hinzutreten, finden sich, segmental angeordnet, sogenannte Nervenknöpfe, d. h. Gruppen von spezifischen Sinneszellen, die mit denen des Gehörorgans große Aehnlichkeit haben. Diese Nervenknöpfe finden sich stets gegenüber der Einmündung eines Seitenröhrchens. Mit ihren histologischen Details brauchen wir uns nicht weiter zu befassen. Die eben gemachten Angaben stützen sich auf LEYDIG (1852), FR. E. SCHULZE (1870), SOLGER (1880), FRITSCH (1890) u. a., in den Einzelheiten bestehen dabei noch verschiedene Meinungen.

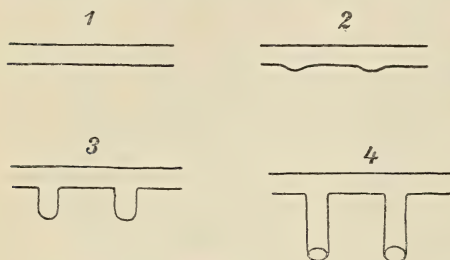


Fig. 6.

Ich möchte besonders darauf hinweisen, daß sich die Nervenknöpfe gegenüber den Abgangsstellen der Querkanälchen finden. Das gibt uns Anhaltspunkte, wie diese Querkanälchen (die sich bei den Rochen allgemein finden) entstanden sein können, und dient in gewisser Hinsicht als Beweis dafür, daß wir es im Seitenkanalsystem auf jeden Fall mit einem Sinneswerkzeug zu tun haben, wie es ja neuerdings auch von fast allen Autoren anerkannt ist. Je feiner ein Sinnesorgan gebaut ist, desto besser wird es nach außen hin abgeschlossen und geschützt. Eine solche Schutzvorrichtung haben wir wohl auch darin zu sehen, daß sich anstatt einer direkten Kommunikation der Kanäle mit dem Außenmedium seitliche Oeffnungen bilden, die nach und nach weiter vom Hauptkanal abgerückt werden. Die Form der ganz offenen Verbindung mit dem Außenmedium sehen wir bei Chimaera noch jetzt verwirklicht. Demgegenüber bilden die Seitenlinien mit Querkanälchen zweifellos einen Fortschritt [1]). Ihre ontogenetische Entstehung,

1) Beim Zitterwels finden sich auch Kanälchen, welche die Verbindung des tiefer eingesenkten Sinnesliniensystems mit dem Außenmedium vermitteln, jedoch gehen sie senkrecht zur Oberfläche in die Tiefe.

wie ich sie oben beschrieben habe, zeigt uns auch hier den Gang des phylogenetischen Werdens; so gilt auch in diesem Falle das biogenetische Grundgesetz.

Schlußwort.

Ich mußte mich bei meinen Untersuchungen über Spinax auf bestimmte Stadien beschränken, welche sich für die Methode der graphischen Rekonstruktion eigneten. Ich bin mir wohl bewußt, daß diese Untersuchungen noch nicht in allen Teilen als abgeschlossen gelten können. Wenn ein Institut mit den neueren Hilfsmitteln für die Plattenmodelliermethode versehen ist, könnte man auch die älteren Stadien rekonstruieren, wobei man den Uebergang zu den definitiven Verhältnissen viel besser erkennen würde. Immerhin glaube ich, daß meine Bilder und Beschreibungen für die in Betracht gezogenen Stadien eine klarere und vollständigere Vorstellung geben, als sie aus den Arbeiten meiner Vorgänger zu entnehmen war.

Mit Ausnahme des letzten Teiles habe ich es in meiner Arbeit tunlichst vermieden, phylogenetische Schlüsse zu ziehen oder auf Hypothesen irgendwie einzugehen. Ich bin der Meinung, daß man bei Einzelbeobachtungen Hypothesen möglichst vermeiden muß, da zu ihrer Erklärung umfassende Vergleiche gehören. Deshalb bin ich auch gar nicht auf die Theorie der Branchialsinnesorgane eingegangen, habe auch manche andere Vermutungen nicht ausgesprochen, die mir im Laufe der Untersuchungen aufstiegen. Meine Arbeit soll lediglich eine klare Darstellung der vorliegenden Verhältnisse sein, und ich verzichte deshalb auf alle unsicheren Hypothesen.

Diese Untersuchungen wurden im Zoologischen Institut der Universität Jena ausgeführt. Ihre Veröffentlichung gibt mir Anlaß, auch an dieser Stelle Herrn Professor Dr. H. E. Ziegler meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Ich habe ihm reiche wissenschaftliche Anregung zu danken und bin ihm insbesondere dafür verbunden, daß er meine Untersuchungen durch seine Anteilnahme und sein reges Interesse gefördert und unterstützt hat.

Dank möchte ich auch meinen Kollegen Mikulicich und Richter aussprechen, die mir bei technischen Arbeiten uneigennützige Hilfe angedeihen ließen.

Literaturverzeichnis.

1) Allis, E. Ph., The anatomy and development of the lateral line system in Amia Calva. Journal of Morphology, 1888/89.
2) Baleour, A Monograph on the development of the Elasmobranch Fishes, London 1878. Reprinted from the Journal of Anatomy and Physiology for 1876, 1877 and 1878.
3) Beard, The transient ganglion cells and their nerves in Raja batis. Anat. Anz., Bd. VII, 1892.
4) — The histogenesis of Nerve. Ant. Anz., Bd. VII, 1892.
5) — The history of a transient nervous apparatus in certain Ichthyopsida. An Account of the development and degeneration of ganglion-cells and nerve-fibres. I. Raja batis, Jena 1896. Zoolog. Jahrbücher, Abt. für Morphologie.
6) Boll, Fr., Beiträge zur Physiologie von Torpedo. Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftl. Medizin, Leipzig 1873.
7) — Neue Untersuchungen über die Struktur der elektrischen Platten von Torpedo. Ebenda, Leipzig 1876.
8) Brandes, G., Die Lorenzinischen Ampullen. Verh. der Deutschen zoologischen Gesellschaft, Leipzig 1898.
9) Collinge, W. E., On the sensory canal system of Fishes. Teleostei—Suborder H. Physostomi. Proceedings of the General Meetings for scientific business of the Zoological Society of London, 1895.
10) — On the sensory and ampullary canals of Chimaera. Ebenda.
11) Dohrn, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. XIV. Ueber die erste Anlage und Entwickelung der motorischen Rückenmarksnerven bei den Selachiern. Mitteilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel, Bd. VIII, Heft 3. u. 4, Berlin 1888.
12) — Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. XVII. Nervenfaser und Ganglienzelle. Histogenetische Untersuchungen. Mitteilungen aus der Zool. Station zu Neapel, Berlin 1891.
13) — Die Schwannschen Kerne der Selachierembryonen. Anat. Anz., Bd. VII, Jena 1892.
14) Fritsch, G., Die elektrischen Fische. II. Abt. Die Torpedineen, Leipzig 1890.

15) Froriep, A., Zur Entwickelungsgeschichte der Kopfnerven. Verhandl. der Anat. Gesellschaft, Jena 1891.
16) — Ueber die Ganglienleisten des Kopfes und des Rumpfes und ihre Kreuzung in der Occipitalregion. Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des Selachierkopfes. Archiv für Anatomie und Physiologie, 1901.
17) — Einige Bemerkungen zur Kopffrage. Anat. Anz., Bd. XXI, Jena 1902.
18) Fuchs, L., Ueber die Funktion der unter der Haut liegenden Kanalsysteme bei den Selachiern.
19) Fürbringer, M., Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Festschrift für Gegenbaur, Bd. III.
20) Garman, S., On the lateral canal system of the Selachia and Holocephala. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College, Vol. XVII, No. 2, Cambridge 1888.
21) Harrison, Experimentelle Untersuchungen über die Entwickelung der Sinnesorgane der Seitenlinie bei den Amphibien. Archiv für mikr. Anat. und Entwickelungsgesch., 1903.
22) Hoffmann, C. K., Zur Entwickelungsgeschichte des Selachierkopfes. Vorl. Mitt. Anat., Anz., Bd. IX, Jena 1894.
23) Koltzoff, N. K., Entwickelungsgeschichte des Kopfes von Petromyzon Planeri. Ein Beitrag zur Lehre über Metamerie des Wirbeltierkopfes, Moskau 1902.
24) v. Kupffer, C., Die Entwickelung von Petromyzon Planeri. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXV, Bonn 1890.
25) — Die Entwickelung der Kopfnerven der Vertebraten. Verhandl. der Anatom. Gesellschaft, Jena 1891.
26) — Entwickelungsgeschichte des Kopfes. Ergebnisse der Anat. und Entwickungsgesch., Bd. II, Wiesbaden 1892.
27) — Die Entwickelung des Kopfes von Ammocoetes Planeri. Studien zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Kopfes der Kranioten, Heft 2, München und Leipzig 1894.
28) — Die Entwickelung der Kopfnerven von Ammocoetes Planeri. Studien zur vergleichenden Entwickelungsgeschichte des Kopfes der Kranioten, München 1895.
29) — Entwickelungsgeschichte des Kopfes. Ergebnisse der Anat. und Entwickelungsgeschichte, Wiesbaden 1896.
30) — Zur Kopfentwickelung von Bdellostoma. Sitzungsbericht d. Gesellsch. für Morph. und Phys. München, 1899.
31) Leuckart, Ueber die allmähliche Bildung der Körpergestalt bei den Rochen. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. II, Leipzig 1850.
32) Leydig, F., Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Rochen und Haie, Leipzig 1852.
33) Marshall, The segmental value of cranial nerves. Studies from the Biolog. Laborat. of the Owens College, Manchester 1886.
34) Marshall-Spencer, Observations on the Cranial Nerves of Scyllium, Manchester 1886.

35) Minckert, W., Zur Topographie und Entwickelungsgeschichte der Lorenzinischen Ampullen. Anat. Anzeig., Bd. XIX, Jena 1901.
36) Mitrophanow, Untersuchungen über die Entwickelung der Wirbeltiere. Die Entwickelung der Nerven und die Anlage der Seitenorgane, Warschau 1892. (Original russisch.)
37) — Note on the structure and the development of nervous elements. Journal of Comparative Neurology, 1893.
38) — Étude embryogénique sur les Sélachiens. Arch. de Zool. expérimentale et générale, 3. Série, T. I, 1893.
39) Platt, J. B., A contribution to the morphology of the vertebrate head. Based on a Study of Acanthias vulgaris. Boston 1891.
40) Schulze, F. E., Ueber die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. VI, 1870.
41) Solger, B., Neue Untersuchungen zur Anatomie der Seitenorgane der Fische. II. Die Seitenorgane der Selachier. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XVII, 1880. (I. Die Seitenorgane von Chimaera.)
42) Ziegler, H. E., und Ziegler, F., Beiträge zur Entwickelungsgeschichte von Torpedo. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXIX, 1892.
43) — Lehrbuch der vergleichenden Entwickelungsgeschichte der niederen Wirbeltiere. Jena 1902.

Buchstabenerklärung zu den Textfiguren und Tafeln.

A Auge
Ch Chorda dorsalis
CF Ciliarfeld
De Ductus endolymphaticus
EV Epibranchialverbindung
G Geruchsgrube
Gc Ganglion ciliare
JoF Infraorbitalfeld
K_{1-6} Kiemenspalten
Kh_{1-4} Kopfhöhlen
KF Kiemenfeld
LV Lateralverbindung
M Medullarrohr
O Ohrbläschen
Rb Ramus buccalis
Rh Ramus hyoideus
Rmd Ramus mandibularis
Rmx „ maxillaris
Rop „ ophthalmicus profundus
Ros „ ophthalmicus superficialis
SoF Supraorbitalfeld
III Nervus oculomotorius
V Ganglion nervi trigemini
VII u. *VIII* Ganglion acustico-faciale
IX Ganglion nervi glossopharyngei
X Ganglion nervi vagi.

Tafel XIV.

Fig. 1. Kopf eines Embryo von Spinax niger, etwa Stadium K (nach Balfour-Ziegler), Rekonstruktionsbild (cf. p. 427). Das Ektoderm ist grün dargestellt, die Ektodermverdickungen als grüne Felder, das Medullarrohr gelb, die Ganglien rot. Bei Fig. 2—4 ist die Bedeutung der Farben dieselbe.

Fig. 2. Kopf eines etwas älteren Embryo von Spinax niger, etwa Stadium L, Rekonstruktionsbild (cf. p. 434).

Fig. 3. Kopf eines Embryo von Spinax niger, Stadium M oder N, Rekonstruktionsbild (cf. p. 445—446).

Fig. 4. Kopf eines Embryo von Torpedo ocellata, Stadium J—K, Rekonstruktionsbild (cf. p. 455).

Tafel XV.

Fig. 5—20. Bilder von Schnitten, deren Lage in den Rekonstruktionsbildern Taf. XIV, Fig. 1—4 eingezeichnet ist (außer Fig. 18), und zwar gehören:

a) zu Fig. 1 . . . Fig. 5—10.
b) „ Fig. 2 . . . Fig. 11—14, sowie Textfig. 1—3.
c) „ Fig. 3 . . . Fig. 15—19.
d) „ Fig. 4 . . . Fig. 20, sowie Textfig. 5.

a) Fig. 5. Schnitt in Höhe des Supraorbital- und Kiemenfeldes.
Fig. 6. Schnitt in der Höhe des Gangl. acustico-faciale. Vergl. Fig. 1.
Fig. 7. Schnitt durch das Gangl. ciliare.
Fig. 8. Schnitt in Höhe des Gangl. trigemini.
Fig. 9. Schnitt durch das Ganglion acustico-faciale u. Medullarrohr.
Fig. 10. Schnitt durch das Gangl. glossopharyngei.
b) Fig. 11. Schnitt durch das Supraorbitalfeld. Vergl. Fig. 2.
Fig. 12. Desgl.
Fig. 13. Desgl. mit Gangl. trigemini.
Fig. 14. Schnitt durch das Gangl. ciliare.
Textfig. 1. Schnitt durch das Gangl. acustico-faciale.
Textfig. 2. Schnitt durch das Gangl. glossopharyngeum.
Textfig. 3. Schnitt durch das Gangl. vagi.
c) Fig. 15. Schnitt durch das Gangl. glossopharyngeum. Vergl. Fig. 3.
Fig. 16. Schnitt durch das Gangl. acustico-faciale.

Tafel XVI.

Fig. 17. Schnitt durch das Supraorbitalfeld. Vergl. Fig. 3.
Fig. 18. Schnitt durch die Anlage der Seitenlinie.
Fig. 19. Desgl. mit Gangl. vagi.
d) Fig. 20. Schnitt durch das Gangl. acustico-faciale. Vergl. Fig. 4. Dazu auch Textfig. 5. Schnitt in der Höhe des Gangl. trigemini.

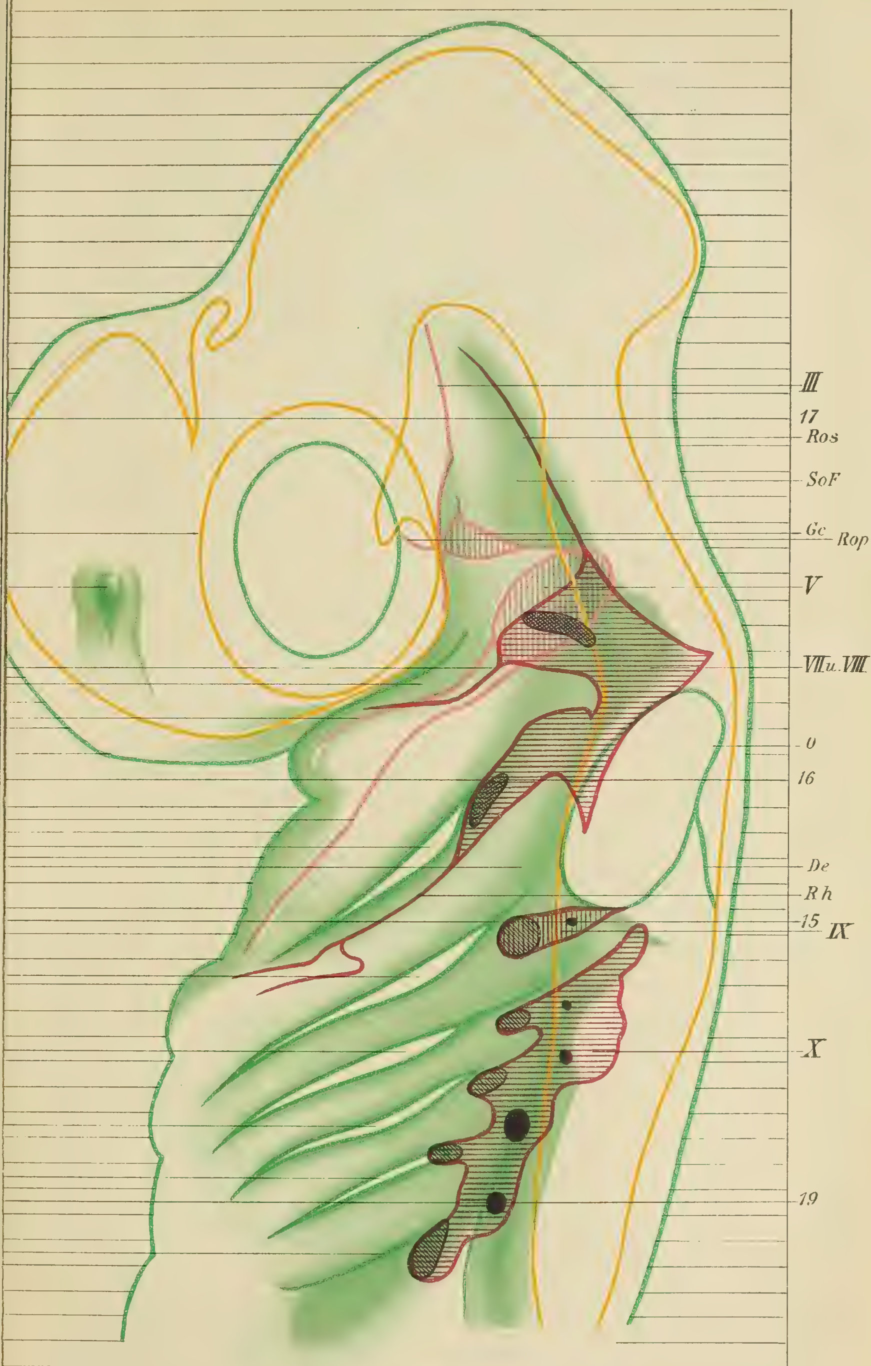
Fig. 21 u. 21a. Embryo von Torpedo ocellata, Körperlänge 19 mm (cf. p. 476 u. f.).

Fig. 22 u. 22a. Embryo von Torpedo ocellata, Körperlänge 22 mm.

Fig. 23. Embryo von Torpedo ocellata, Körperlänge 24 mm.

Fig. 24. Embryo von Torpedo ocellata, Körperlänge 30,5 mm.

Fig. 25. Embryo von Torpedo ocellata, nahezu fertig entwickelt.



Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.

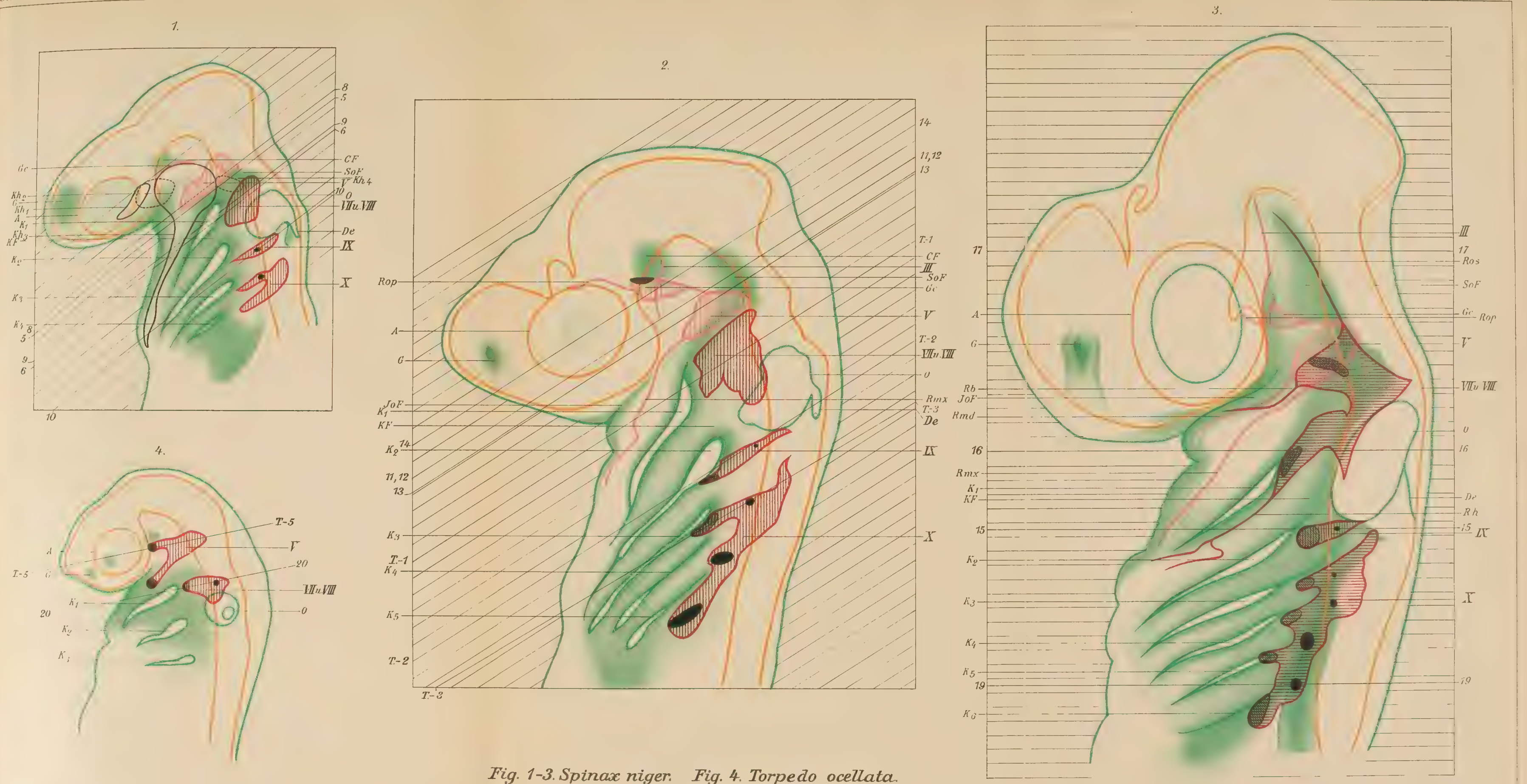


Fig. 1-3. Spinax niger. Fig. 4. Torpedo ocellata.

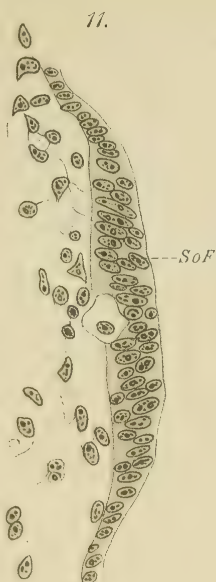
Verl. v. Gustav Fischer, Jena

Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.

8.



11.



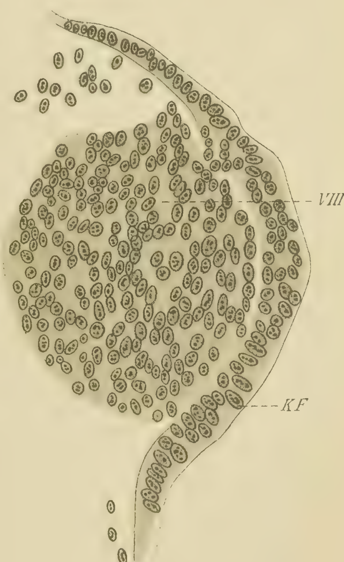
12.



15.



16.



Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.



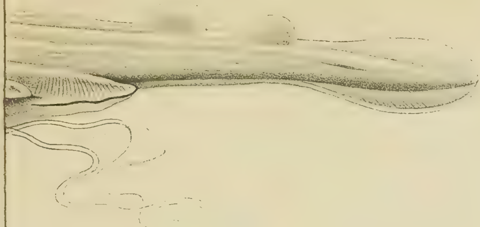
Fig. 5-16. Spinax niger.

W. Klinkhard del.

Verl. v. Gustav Fischer, Jena.

Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig

21a.



21.



22.



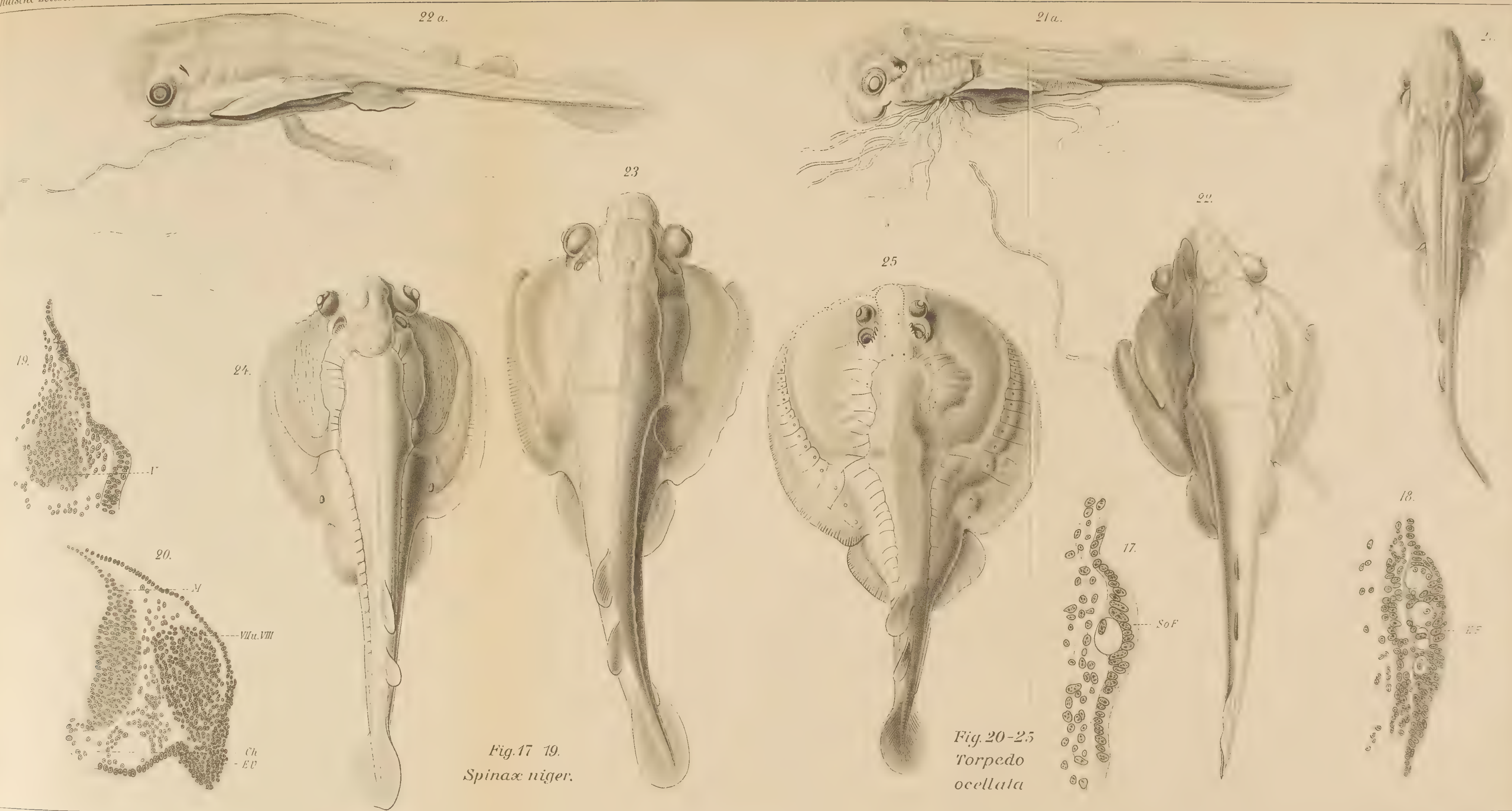
17.



18.



Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.


22 a.
21 a.
23
22
25
24.
19.
20.
17.
18.
V
M
VII u. VIII
Ch
EV
SoF
Fig. 17 19.
Spinax niger.
Fig. 20-25
Torpedo
ocellata

Beobachtungen an Ovarialeiern einiger Spinnen.

Von

Embr. Strand, Kristiania.

Hierzu Tafel XVII.

Die im folgenden mitgeteilten Beobachtungen über Bildung der Eier und Verhalten der Nukleolen bei einigen Spinnen schließen sich eng an meine Arbeit „Studien über Bau und Entwicklung der Spinnen, I—III“ (Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. LXXX, 1905). Diese Arbeit gründet sich jedoch auf Untersuchung nur einer einzigen Art (Agelena labyrinthica [L]); die vorliegenden, mehr fragmentarischen, Mitteilungen dürften daher am besten getrennt gehalten werden, zumal sie eigentlich nur als vorläufig anzusehen sind. Andere Aufgaben machen es mir jedoch zur Zeit unmöglich, diese Untersuchungen fortzusetzen, weshalb ich die Veröffentlichung nicht aufschieben möchte.

Stuttgart, März 1905.

Drassus quadripunctatus (L.).

Von dieser Art, für deren Bestimmung ich übrigens nicht einstehen kann, da ich die betreffenden Exemplare nicht gesehen habe, standen mir zur Verfügung Ovarien aus reifen Tieren. Diese waren mit Hermannscher Lösung konserviert, und die Schnitte wurden mit Hämatoxylin gefärbt.

Ich gebe zuerst in Fig. 14 ein Bild eines Querschnittes durch das Ovarium. Man sieht hier ganz instruktiv, wie die Eier an der Außenseite herangewachsen sind, wie sie auf ganz verschiedenen Altersstufen stehen und mit den Stielen am Keimepithel befestigt sind. An der einen Seite sitzen Eier anscheinend auch an der Innenseite; das ist aber nur anscheinend, indem die Wand des Ovariums sich daselbst gefaltet hat, wodurch die Eier nach innen

verschoben worden sind. Daß diese Erklärung richtig ist, davon habe ich mich durch genaue Untersuchung aller vorhandenen Schnitte überzeugt, indem ich kein einziges Mal, wo die Ovarialwand in ihrer natürlichen, ausgespannten Lage sich befand, Eier an der Innenseite beobachtet habe.

Wie sich die jungen Eizellen aus dem Keimepithel herausdifferenzieren, geht aus den Figg. 10, 28 und 29 hervor. Die Eizellen unterscheiden sich von den übrigen Keimepithelzellen dadurch, daß sie heller gefärbt, größer und rundlicher sind, und daß sie eine Tendenz zeigen, nach oben gegen die Peritonealhülle sich zu verlängern, bezw. aus den Keimepithelzellreihen sich herauszudrücken (Fig. 28 und 29), in ganz ähnlicher Weise, wie es Balbiani bei Tegenaria nachgewiesen hat. Von einer besonderen Differenzierung bezw. Abschnürung des Kernes, aus welcher sich der Dotterkern bilden sollte, habe ich jedoch noch nichts sehen können. Das wird vielleicht etwas später stattfinden.

Fig. 29 zeigt die auf Fig. 28 folgende Stufe in der Eibildung. Die Eizelle ist bedeutend stärker herangewachsen, hat mit der Spitze die Peritonealhülle erreicht, und ihr Kern und Kernkörper lassen sich deutlicher unterscheiden. Was die Zweireihigkeit des Keimepithels betrifft, so ist sie an einigen Stellen ganz unverkennbar, während es an anderen einreihig erscheint. — Fig. 10 ist ein ganz schematisches Bild einer weiteren Stufe. Die Eizelle erscheint schon an der Oberfläche des Epithels, zwischen den Peritonealzellen gelegen, und hat nunmehr wieder eine mehr abgerundete Form angenommen.

Von der jungen Eizelle, welche sich halbwegs aus dem Keimepithel herausgedrängt hat (Fig. 10), bis zu unserem nächsten Stadium (Fig. 23), ist es eine ganz große Lücke, welche unser Material leider nicht ausfüllen kann. Das Ei ist hier schon mit einem ganz großen Plasmaleib versehen, und in dem Keimbläschen, das doch kaum eine Membran bekommen hat, finden wir zwei kleine cyanophile Nucleoli und eine Anzahl feiner, heller gefärbter, wahrscheinlich erythrophiler Chromatinkörnchen. Im folgenden Stadium (Fig. 24) hat der Plasmaleib sich noch vergrößert, und die beiden Nucleoli treten schärfer hervor; auch ist die Begrenzung des Keimbläschens eine regelmäßigere. Es bilden sich nachher mehr Nukleolen (Fig. 21, das kleinste Ei), von denen doch fortwährend nur zwei als „echte“ Nukleolen gelten können (Fig. 25). In diesem Stadium sehen wir aber bisweilen auch nur einen einzigen Nucleolus (Fig. 9), der vielleicht durch Verschmelzung der beiden

entstanden ist (Fig. 21, das größte Ei). Der Größe nach würde auf dem letzteren Stadium auch das Fig. 22, 1a abgebildete Ei stehen, ist aber doch ganz abweichend: das Keimbläschen ist ganz unregelmäßig, gezackt, und es findet sich ein sehr großer, etwas eckiger, unregelmäßiger Keimfleck. Seine unregelmäßige Oberfläche deutet an, daß er durch Anlagerung entstanden ist, während man sonst an eine Verschmelzung der vorher vorhandenen Nukleolen denken könnte. Wahrscheinlich sind beide Bildungsmodi hier verwertet worden, so daß um den durch Verschmelzung entstandenen Hauptteil sich nachher kleinere Körnchen angelagert haben. In Eiern auf diesem Stadium können aber auch 2 ganz reguläre Kugelnukleolen vorhanden sein (Fig. 22, 1 b), und dies Aussehen behält das Ei der Hauptsache nach durch längere Zeit (Fig. 26 b; 22, 2); daß dabei die Grenze des Keimbläschens bald unregelmäßig, bald regelmäßig und scharf begrenzt sein kann, scheint von Zufälligkeiten abzuhängen. — In einem bedeutend älteren Stadium (Fig. 26 a) finden wir einen von den bisherigen ganz anders gestalteten Nucleolus, der nun auch unmittelbar am Rande des Keimbläschens gelegen ist. Der ganz eigentümliche Keimfleck ist sehr deutlich aus zwei chromatophilen Substanzen zusammengesetzt; dieselben lassen sich in der Figur als hellere und dunklere Partie unterscheiden. Die beiden Teile, von denen der einem Pilz nicht unähnlich sehende Keimfleck zusammengesetzt ist, scheinen wirklich zusammenzuhängen, nicht nur nebeneinander zu liegen. Neben dem großen liegt noch ein viel kleinerer, kugelförmiger Nucleolus, der in Farbe mit der hellen Partie des großen übereinstimmt, also wahrscheinlich erythrophil sein wird; dieser scheint in alten Eiern immer vorhanden zu sein, ist aber wegen seiner Kleinheit und helleren Färbung schwer zu sehen. Der große Nucleolus liegt, als ob er im Begriff wäre, aus dem Keimbläschen auszuwandern, und ist von einer großen Vakuole umgeben. — In allen untersuchten Keimbläschen ist ein sehr feines Kerngerüst entstanden. — Auch an einem weiteren Schnitt, wo der Keimfleck wie in Fig. 26 a aussah, lag der mützenförmige, dunkle Teil desselben nach außen zu, der Membran an, so daß man vielleicht schließen darf, daß diese Lage keine zufällige ist. — In dem ältesten vorliegenden Stadium erscheint (Fig. 22, 3) das Eiplasma bedeutend heller, das Kernplasma dagegen dunkler als vorher, und da außerdem die Membran verschwunden ist, sind Ei- und Kernplasma kaum länger zu unterscheiden. Ein einziger, großer, kugelrunder, von einem hellen Ring umgebener, randständiger Nucleolus, der charakteristischer-

weise nicht vakuoliert ist, findet sich; durch das Fehlen oder die Seltenheit von Vakuolen, unterscheiden die Nukleolen von Drassus sich erheblich von denen der Agelena.

Ein Dotterkern kann vorhanden sein, scheint aber in vielen Fällen ganz zu fehlen. Wo er vorkommt, ist er oft sehr klein und fällt nicht leicht auf; er ist kugelrund, mit einer dunkleren Randzone, sonst homogen erscheinend, ohne besondere Struktur oder Schichtenbau. Er liegt in der Mitte zwischen Keimbläschen und Peripherie und ist von einem helleren Hof, von dem hellere Linien sonnenförmig nach allen Richtungen hin ausstrahlen, umgeben. In der mittleren, helleren Partie sieht man häufig 3 sehr kleine Vakuolen. — In Fig. 15 ist ein eigentümliches Ei, wo der Dotterkern kolossal groß ist, abgebildet; er enthält in seiner inneren Zone 4 kleine, peripher gelegene Vakuolen, von denen die größte in einem ovalen, helleren Feld gelegen ist. Die Strahlung ist sehr stark. Am Stiele erscheinen Dotterbildungskugeln.

Tegenaria domestica (Cl.).

Für diese Art habe ich nichts Neues anzugeben; ich kann nur die Darstellung Balbianis von der Eibildung, inkl. Bildung des Dotterkernes, und diejenige von Obst über das Verhalten der Nukleolen bestätigen. Der Stiel ist, wie bei Agelena geschildert (Strand, l. c.).

Dolomedes fimbriatus (Cl.).

Auch für diese Art kann ich die Befunde früherer Beobachter (Korschelt, Obst) bestätigen. — Das Keimepithel besteht aus sehr hohen Cylinderzellen mit langgestreckten, großen Kernen. Die erste Differenzierung erfolgt in ähnlicher Weise, wie ich oben für Drassus angegeben habe. — Auch in sehr jungen Eiern findet man hier einen Kugelnucleus, der ganz plötzlich auftaucht; von einer Nukleolenbildung durch Anlagerung kann hier weder in älteren noch jüngeren Eiern die Rede sein.

Gnaphosa sp.

Bei Gnaphosa sp. (♀ subad.) findet sich sowohl in ziemlich jungen wie in ganz alten Eiern ein großer Kugelnucleolus, in welchem mehrere Vakuolen, von denen die eine sich durch ihre Größe auszeichnet, vorhanden sind. Neben dem großen liegt ein

viel kleinerer, erythrophiler Nucleolus. Ein Keimbläschen eines alten Eies ist in Fig. 11 abgebildet.

Clubiona sp.

An Präparaten von einem unreifen Exemplar habe ich folgendes von der Geschichte des Eies feststellen können.

In Fig. 2 sind die beiden jüngsten Eier dargestellt; sie besitzen je 2 unregelmäßige Nukleolen, welche, trotzdem daß Doppelfärbung angewandt ist, eine Zusammensetzung aus zwei chromatophilen Substanzen nicht erkennen lassen. Ebensowenig ist ein kleiner erythophiler Paranucleolus vorhanden. — In etwas älteren Stadien finden wir 2 kugelförmige, vakuolierte Nukleolen (Fig. 1); in dem ältesten vorliegenden Ei (Fig. cit.) findet sich doch nur ein einziger, nicht ganz kugelrunder, unvakuolierter Nucleolus, sowie ein ganz typischer Dotterkern. Letzterer liegt immer dem Keimbläschen an. In allen diesen Eiern ist das Keimbläschen hell, scharf und regelmäßig begrenzt, mit einem entwickelten Gerüst und einigen unbestimmten, kleineren Klümpchen erythrophiler Substanz.

Dictyna sp.

Bei dieser Art (♀ subad.) liegen die Verhältnisse etwas einfacher, indem hier bei allen untersuchten Eiern, von ganz jungen bis ziemlich alten, in jedem Keimbläschen nur ein einziger, großer, mehr oder weniger regelmäßig abgerundeter, besonders in älteren Stadien stark vakuolierter und nur von e i n e r chromatophilen Substanz zusammengesetzter Nucleolus sich findet. Ein großer, dem Keimbläschen dicht anliegender Dotterkern ist immer vorhanden. Da die Nukleolen meistens nicht ganz kugelrund sind, ist es wahrscheinlich, daß sie durch beide Bildungsmodi entstanden sind, wenn auch der Verschmelzungsmodus die Hauptrolle gespielt hat. Ein erythrophiler Paranucleolus ist nicht vorhanden. Das Keimbläschen, das in den vorliegenden Präparaten, vielleicht wegen der Färbung (Methylgrün + Boraxkarmin) etwas trübe erscheint, liegt immer dem Dotterkern so nahe an, daß ein Teil desselben dadurch verdeckt wird (Fig. 17—19).

Bathyphantes dorsalis (Wid.).

Wie Fig. 20 zeigt, besitzen ziemlich alte Eier ein rundes, scharf begrenztes Keimbläschen mit einem großen, kugelförmigen, mit einer Vakuole versehenen Nucleolus und einem sehr kleinen

erythrophilen Paranucleolus. Weiteres kann ich darüber nicht mitteilen.

Episinus truncatus (Latr.).

In den Eiern dieser Art fällt uns auf, daß in allen Stadien ein oder mehrere (bis 3?) winzige erythrophile Paranukleolen sich finden. Außerdem ist meistens ein ganz umfangreicher, unregelmäßiger Nucleolus vorhanden, der eine Zusammensetzung aus zwei chromatophilen Substanzen erkennen läßt und ganz sicher durch beide Bildungsmodi entstanden ist; sein Hauptteil ist erythrophil und so unregelmäßig, daß er durch Anlagerung entstanden sein muß; er trägt aber in seinem Inneren einen oder mehrere cyanophile Kugelnukleolen. Da diese im Inneren des ganzen Nucleolus liegen, so ist es abgemacht, daß die Kugelnukleolen zuerst entstanden sind und dann hat sich nach und nach erythrophile Substanz diesen angelagert. Damit stimmt es, daß wir in sehr jungen Eiern (Fig. 8 c) zwar Kugelnukleolen, aber nicht die unregelmäßigen finden. Die Zusammensetzung des großen Nucleolus ist oft so locker, daß es scheint, als ob die Bestandteile nur nebeneinander lägen und nicht in Zusammenhang ständen. Um so auffallender ist die große Regelmäßigkeit, mit welcher der kleine oder einer der kleinen Paranukleolen auftritt; seine Größe, Farbe, Lage (etwa um seinen Durchmesser vom großen Nucleolus entfernt) bleiben immer gleich, selbst wenn die Totalgröße der Eier sehr verschieden ist. Man könnte deshalb ein für das Ei besonders wichtiges Organ in diesem Paranucleolus vermuten. Wie aus den Figg. 8 und 16 ersichtlich, schwankt die Zahl und Größe der cyanophilen Kugelnukleolen etwas; sie können ganz frei liegen (Fig. 8 b) oder ganz eingeschlossen, vakuoliert sein (Fig. 8 c) oder nicht.

Einen typischen Dotterkern, wie z. B. bei Tegenaria, hat Episinus nicht, aber wir finden doch im Eiplasma gelegen einige unregelmäßige, mit Hämatoxylin tief blau gefärbte Flecke, die offenbar ähnliche Bildungen sind, wie sie von Van Bambeke bei Pholcus („Recherches sur l'oocyte de Pholcus phalangioides", Archives de Biologie, T. XV, 1897) und von Stuhlmann bei Glomeris marginata beschrieben, und welche auch als Dotterkerne bezeichnet worden sind. Jedoch sind diese Bildungen vom typischem Dotterkern so verschieden, daß sie eigentlich einen anderen Namen verdienten. Es hängt diese Erscheinung mit der Dotterbildung zusammen, indem eine be-

sondere Art von Dotter, die sich durch stärkere Cyanophilie auszeichnet, hie und da im Ei zu Ballen sich zusammenhäuft, die unter Umständen, und zwar besonders in jüngeren Eiern, sehr umfangreich sein können. Solche cyanophile Dotteransammlungen treten uns in allen vorliegenden Eiern entgegen, am meisten etwa in der Mitte zwischen Keimbläschen und Eiperipherie gelegen, bisweilen aber dem Keimbläschen dicht anliegend; bald treten sie als kleinere Flecke (Fig. 8), bald als ein sich durch das ganze Ei erstreckendes Gebilde auf (Fig. 16). Es scheint, daß sie nur in ganz jungen Eiern dem Keimbläschen oder der Eiperipherie anliegen (Fig. 16), während sie später an Größe abnehmen und sich vom Keimbläschen zurückziehen (Fig. 8).

Lycosa sp.

Die jüngsten mir vorliegenden Eier sind in den Fig. 30 und 6 abgebildet. Beide sind schon mit einem ausgeprägten, in dem einen Falle sehr großen, durch Anlagerung entstandenen Nucleolus versehen; außer den Nukleoden enthalten aber diese Lycosa-Eier, jüngere wie ältere, gar keine Chromatinkörper. Das Keimbläschen erscheint deshalb ganz hell und meistens scharf und regelmäßig begrenzt. Die Nukleoden, die in der Anzahl von 1—3 vorhanden sind, erscheinen häufig sehr locker zusammengesetzt und mit oder ohne Vakuolen (Fig. 5); bisweilen bemerkt man neben dem großen Anlagerungsnucleolus noch andere kleinere kugelförmige (Fig. 5), oder nur solche sind vorhanden (Fig. 30), was aber doch wohl nur auf die Schnittführung zurückzuführen ist. Auch hier scheinen Vakuolen vorzugsweise in älteren Nukleolen aufzutreten und an die kugelförmigen gebunden zu sein; in echten Anlagerungsvakuolen, die keine Kugelnukleolen umschließen, kommen reguläre Vakuolen nicht vor. — Ein Dotterkern kommt vor (Fig. 30).

Histopona torpida (C. L. K.).

Für die Eier dieser Art sind wiederum große cyanophile und winzig kleine erythrophile Kugelnukleolen charakteristisch, und zwar treten solche schon in dem jüngsten uns vorliegenden Ei (Fig. 4b) auf. Anlagerungsnukleolen scheinen überhaupt nicht vorzukommen, ebensowenig wie Klümpchen chromatischer Substanz, wie wir z. B. bei Clubiona finden. Das Keimbläschen erscheint daher ganz hell, nur in dem allerjüngsten Ei (Fig. 4b) etwas trüber, scharf begrenzt und an der einen Seite in charakteristischer Weise keil-

förmig zugespitzt. Vakuolen treten nur in ganz alten Eiern auf. Der kleine Paranucleolus liegt auch hier sehr regelmäßig, und zwar von dem großen um weniger als seinen Durchmesser entfernt, also näher liegend, als es z. B. bei Episinus der Fall ist. Die Oberfläche der Nukleolen ist häufig durch Anlagerung von winzig kleinen Körnchen etwas uneben; diese haben sich erst nachträglich da angelegt und haben also mit der Entstehung der Nukleolen eigentlich nichts zu tun. In den beiden jüngsten Eiern ist der Paranucleolus zwar nicht sichtbar, aber das möchte ich auf Rechnung der Schnittführung schreiben. Sonst bleiben die Nukleolen unverändert oder nehmen höchstens etwas an Größe zu, bis wir in den ältesten Stadien (Fig. 12) Vakuolen auftreten und den Zerfall beginnen sehen. Daß die Vakuolen auch hier die Zerstörung des Nucleolus einleiten, geht aus den im Fig. 4c dargestellten Nucleolus hervor, indem wir hier von der großen zentralen Vakuole eine Spalte gegen den Rand hin verlaufen sehen, doch ohne denselben noch zu erreichen. Unter Umständen können die Vakuolen eine enorme Größe erreichen (Fig. 4d), ähnlich wie bei Dolomedes, aber mit dem Unterschied, daß sie hier genau zentral liegen, was bei Dolomedes nicht der Fall ist. In dieser Beziehung kommen aber offenbar bedeutende Differenzen vor, denn wir sehen in der Fig. 12 große, alte Nukleolen, die sehr kleine (Fig. 12b) oder möglicherweise gar keine Vakuolen (Fig. 12a) haben. Im ersteren Falle würde eine besondere zentrale Vakuole nicht vorhanden sein (Fig. 12b und d). Wie aus Fig. 12a zu erkennen ist, kann der Nucleolus eine erhebliche Größe erreichen. Der Zerfall geht offenbar, zum Unterschied von mehreren der obigen Beispiele, ganz langsam und allmählich vor sich, indem sehr kleine, meistens rundliche, Körnchen sich nach und nach von der Oberfläche ablösen; drei verschiedene Stadien von diesem Prozeß sehen wir in den Figg. 12a—c vor uns. In diesem Falle wird der Nucleolus während des Zerfalles noch lange annähernd seine regelmäßige Form behalten können (Fig. cit.). Wo aber die Vakuolen größer sind, werden natürlich größere Brocken sich ablösen und der zerfallende Nucleolus sofort eine unregelmäßigere Form annehmen (Fig. 12d). Wo endlich, wie in Fig. 4d, eine Riesenvakuole sich gebildet hat, wird der Nucleolus auf einmal durch die Mitte geteilt werden. — Der Zerfall beginnt offenbar, ehe das Keimbläschen undeutlich geworden, und während der Nucleolus noch vom Rande entfernt liegt. Eine etwas exzentrische Lage nimmt er jedoch in allen älteren Stadien ein. Ob es Zufall ist, daß

dabei der Paranucleolus an der Seite, die dem Rande am nächsten ist, sich befindet, weiß ich nicht. — Ein typischer Dotterkern ist vorhanden, aber bedeutend kleiner und anscheinend auch weniger kompliziert als z. B. bei Tegenaria.

Auch bei dieser Art beziehen sich die Beobachtungen nur auf Eier von unreifen Tieren.

Agelena labyrinthica (L.).

Bei einem erwachsenen Tiere dieser Art habe ich ein eigentümliches Gebilde beobachtet und dasselbe in den Figg. 13a, b, c abgebildet. In Fig. 13a ist das ganze Ei mit einem Stück des Keimepithels dargestellt. Von letzerem sehen wir ein ovales, etwa birnenförmiges Gebilde in schräger Richtung bis zum Keimbläschen hin sich ins Ei hineinerstrecken; es ist außen von einer helleren Hülle oder Kapsel umgeben und zeigt im Inneren einen schmalen, weißlichen, lanzettförmigen Streif, von dem jederseits zwei ähnliche, an der einen Seite schwarz begrenzte, sich abzweigen. Die Grundsubstanz erscheint homogen und hat einen mehr graubraunen Ton als das Eiplasma angenommen. — In Fig. 13b ist dasselbe Gebilde nach einem anderen Schnitt dargestellt, und zwar ist es ganz wie in Fig. 13a, nur daß die „Embryonalcyste" (?) hier weniger deutlich und der helle Mittelstreif fast verschwunden erscheint. — In Fig. 13c endlich sehen wir es im Keimepithel an der Grenze des Eies; sein Aussehen ist aber der Hauptsache nach, wie es im Ei war.

Einen ähnlichen „Parasiten" habe ich einmal im Ei von Drassus quadripunctatus (L.) beobachtet (Fig. 14).

Tafelerklärung.

Tafel XVII.

Wo nichts anderes angegeben ist, sind die Figuren bei Okular 3, Objektiv 7, Leitz, gezeichnet.

Fig. 1—2. Clubiona sp. Eier in verschiedenen Stadien. — Zenkersche Flüssigkeit; Boraxkarmin + Hämatoxylin.

Fig. 3—4 und 12. Histopona torpida (C. L. K.). Eier oder nur Nukleolen (4 c und d, 12 b und c). — Zenker; Heidenhains Hämatoxylin.

Fig. 5—7 und 30. Lycosa sp. Eier in verschiedenen Stadien. — Sublimatalkohol; Boraxkarmin.

Fig. 8 und 16. Episinus truncatus (Latr.). Eier in verschiedenen Stadien. — Zenker; Boraxkarmin + Hämatoxylin.

Fig. 9, 15, 21, 22 (1 a, 1 b, 2, 3), 23, 24, 25 und 26 (a, b). Drassus quadripunctatus (L.). Eier in verschiedenen Stadien. — Hermannsche Lösung; Hämatoxylin.

Fig. 10, 28 und 29. Drassus quadripunctatus (L.). Schnitte durch das Keimepithel, um die erste Differenzierung der Eizellen zu zeigen.

Fig. 11. Gnaphosa sp. Keimbläschen eines alten Eies. — Hermannsche Lösung; Boraxkarmin.

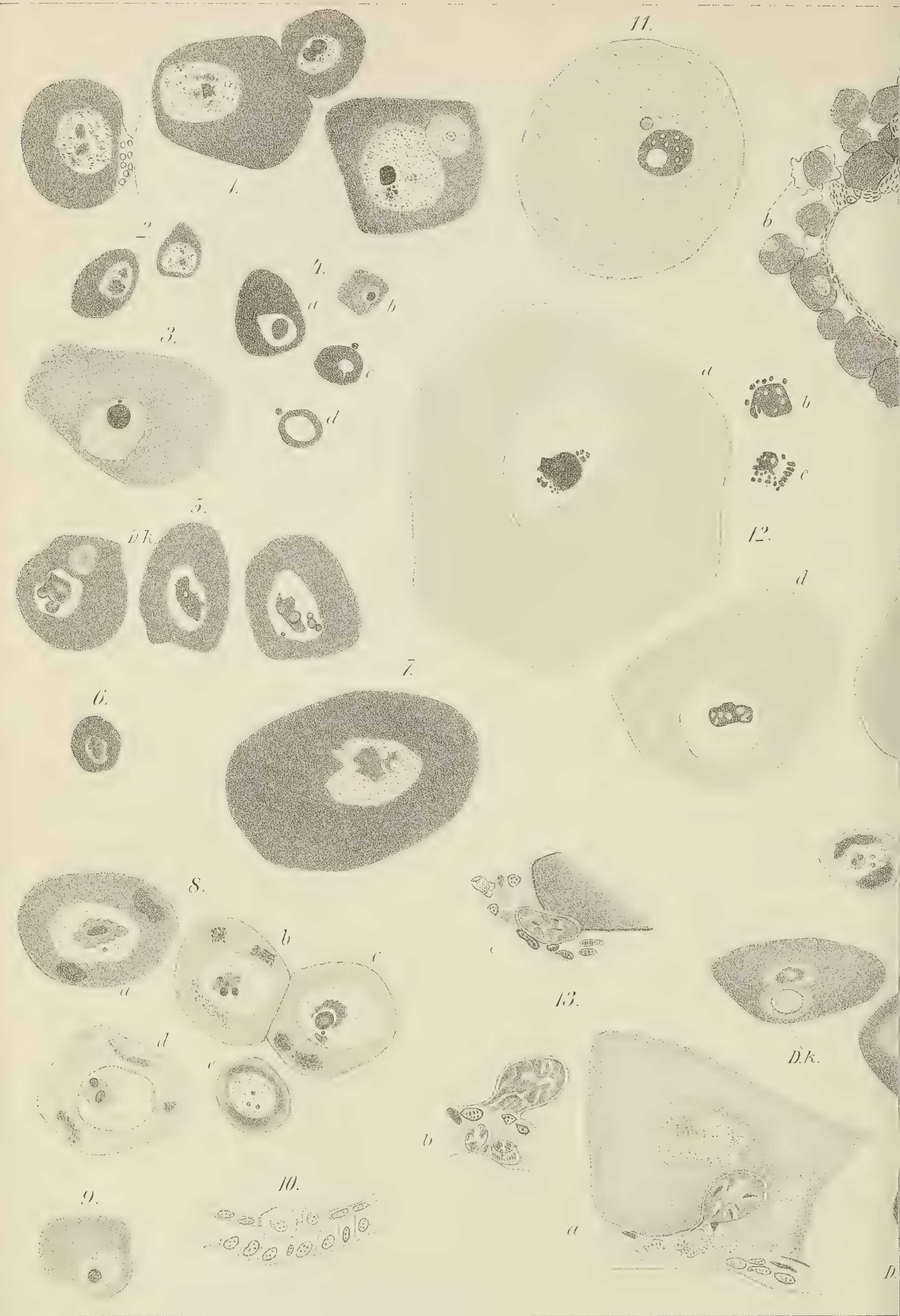
Fig. 13. Agelena labyrinthica (L.). Ei, bezw. Keimepithel mit Parasit (?); cfr. Text. — Zenker; Hämatoxylin.

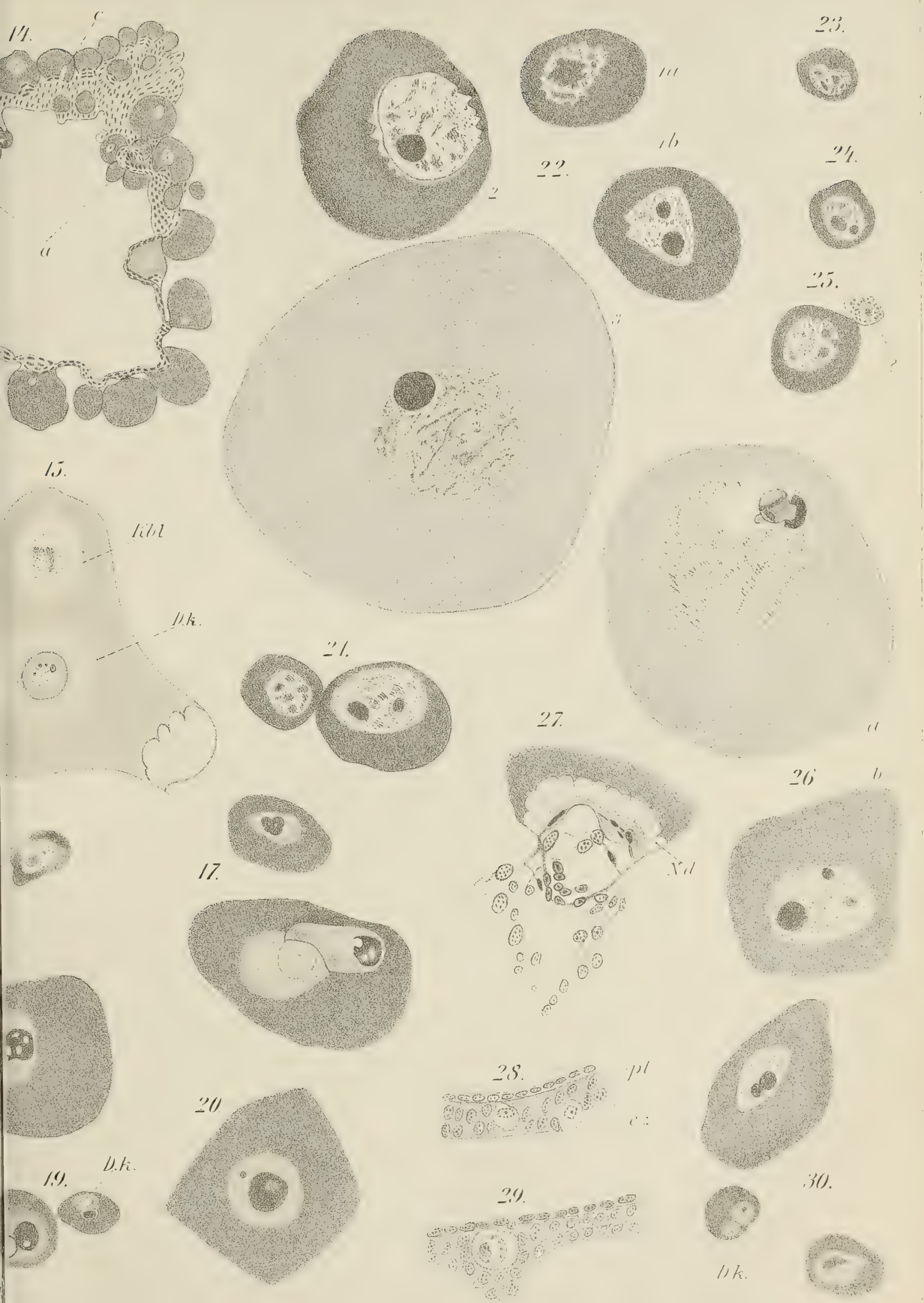
Fig. 14. Drassus quadripunctatus (L.). Querschnitt vom Ovarium eines reifen Tieres. *a* Eier, die wegen Verschiebung an der Innenseite erscheinen; *b* Eihaut eines geschrumpften Eies; *c* Parasit (?). — Hermannsche Lösung; Hämatoxylin. Okul. 3, Obj. 3.

Fig. 17—19. Dictyna sp. Eier in verschiedenen Stadien. *D. k.* Dotterkern. — Zenker; Boraxkarmin + Methylgrün.

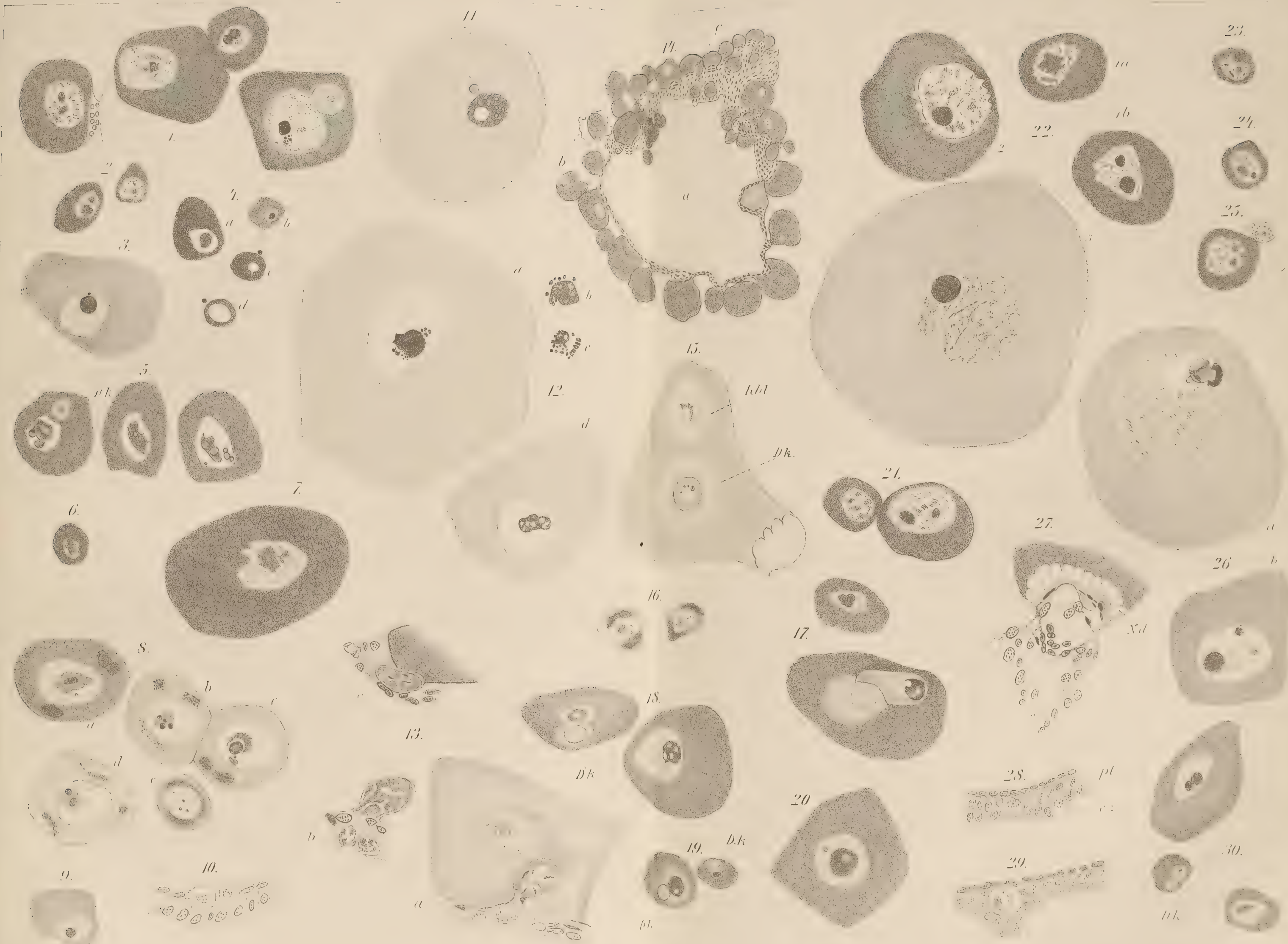
Fig. 20. Bathyphantes dorsalis (Wid.). Altes Ei. — Zenker; Boraxkarmin + Hämatoxylin.

Fig. 27. Drassus quadripunctatus (L.). Längsschnitt vom Stiel eines reifen Eies. *N. d.* Nahrungsdotterkugeln.


1.
2.
3.
4.
a
b
c
d
5.
D.k.
6.
7.
8.
a
b
c
d
e
9.
10.
11.
12.
a
b
c
d
13.
a
b
c
D.k.


14.
c
a
15.
Kbl
D.k.
17.
19.
D.k.
20.
21.
22.
1a
1b
2
3
23.
24.
25.
?
a
b
26
27.
Nd
28.
pl
e
29.
30.
Dk.

Fischer



v. Gustav Fischer in Jena.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Breslau.)

Beiträge zu einer Naturgeschichte der Tomopteriden.

Von

Martin Schwartz aus Breslau.

Hierzu Tafel XVIII und 9 Figuren im Text.

Die Anregung zu der vorliegenden Arbeit verdanke ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. KÜKENTHAL. Durch seine Vermittelung und freundliche Empfehlung wurde mir für den Winter 1902/03 ein Arbeitsplatz an der Zoologischen Station in Neapel überlassen. Dort und später in Messina machte ich meine Studien an den lebenden Tieren und zu gleicher Zeit verschaffte ich mir das Material für die anatomischen Untersuchungen. Außer diesen von mir selbst konservierten Tieren standen mir noch die reichen Präparatensammlungen des Zoologischen Instituts und des Herrn Professor KÜKENTHAL zur Verfügung. Für die freundliche Ueberlassung des Materiales und die liebenswürdige Unterstützung, die mir während der Bearbeitung meines Themas zu teil wurde, sage ich Herrn Professor KÜKENTHAL meinen herzlichsten Dank.

Historisches.

Entdeckt wurde Tomopteris von ESCHSCHOLZ auf einer Sammelreise von Kronstadt bis St. Peter und Paul auf Kamtschatka. In der Südsee fand er ein $2^1/_2$ Linien langes Tier, das er zu den schwimmenden Schnecken rechnen zu müssen glaubte. Er nannte es Tomopteris onisciformis. Diese neue Entdeckung veröffentlichte er in seinem Reiseberichte, der 1825 in OKENS Isis erschien (10). Die Beschreibung des neuen Tieres ist recht dürftig, und auch die von ihm gegebene Abbildung ist ziemlich mangelhaft, so daß man wohl nicht mehr wird feststellen können, welche Art der Gattung Tomopteris ihm vorgelegen hat. Für die Bestimmung des Gattungscharakters reicht aber seine Darstellung vollauf aus.

Im Jahre 1832 finden wir Tomopteris zum zweiten Male in der Literatur (27), indessen trägt hier das von Eschscholz entdeckte Tier einen anderen Namen. Quoy und Gaimard, die in den Jahren 1826—29 eine Entdeckungsreise mit der Corvette L'Astrolabe machten, glaubten im Mittelmeer bei Gibraltar ein bisher noch nie beobachtetes Mollusk entdeckt zu haben. Briarea scolopendra sollte der Name dieser neuen Schnecke sein, und augenscheinlich haben die beiden Forscher hierbei die jetzt unter dem Namen Tomopteris scolopendra bekannte Tomopteridenart in den Händen gehabt. Sie faßten diese Briarea als eine Zwischenstufe zwischen Mollusken und Chätopoden auf. Die von den Verfassern gemachten Angaben sind ebenso wie die Abbildungen recht ungenau.

Eingehender beschäftigte sich mit Tomopteris erst Wilhelm Busch (4). Im Herbste der Jahre 1846 und 1847 verweilte er mit seinem Lehrer Johannes Müller auf Helgoland. Dort beobachtete er die große geschwänzte Nordseeform der Tomopteriden (T. helgolandica Greeff). Er glaubte, sie mit der von Eschscholz entdeckten Tomopteris identifizieren zu können und nannte sie deshalb gleichfalls Tomopteris onisciformis. Außer den von den früheren Autoren bereits beobochteten Kopfanhängen, dem Stirnfühler und den großen Borstencirren findet Busch noch ein Paar vor diesen inserierende kleine Borstententakel. Den Verlauf des Darmes und die in der Leibeshöhle flottierenden Eier beobachtete Busch gleichfalls. Vom Nervensystem konnte er nur das Gehirn deutlich erkennen.

Eine neue Art wurde dann von Steenstrup entdeckt. In den nordischen Gewässern fand dieser Forscher eine große, schwanzlose Tomopteridenform, die er T. septentrionalis nannte. Ob er in seiner Veröffentlichung (29), die 1849/50 in den „Videnskabelige Meddelelser fra den naturhistoriske Forening i Kjöbenhavn" erschien, eine ausführlichere Beschreibung dieser Art gegeben hat, habe ich nicht feststellen können, da ich leider diese Arbeit nicht einsehen konnte. Apstein schreibt in seinen „Alciopiden und Tomopteriden der Planktonexpedition 1900", daß von dieser Art keine Beschreibung vorhanden sei. Etwas Näheres erfahren wir darüber bei Quatrefages (25). Er gibt in seiner 1850 erschienenen „Histoire naturelle des Annelés marins et d'eau douce" eine Beschreibung der Tomopteriden, die sich lediglich auf die Angaben der früheren Autoren stützt. Die Wimperorgane hält er für Segmentalorgane. Er versucht, die Tomopteriden systematisch

zu ordnen, und stellt 2 Gattungen und 7 Arten auf, von denen keine aufrecht erhalten bleiben konnte. Ueber die fragliche, von STEENSTRUP entdeckte T. septentrionalis erzählt er: STEENSTRUP habe ihm einige Exemplare dieser Art übersandt, damit er sie untersuche und beschreibe. Unglücklicherweise habe der Verschluß des Behälters unterwegs gelitten und die Tiere wären eingetrocknet. Nach den spärlichen Resten habe er nur noch feststellen können, daß die STEENSTRUPsche Art der Helgoländer Form sehr ähnlich wäre, aber keinen Schwanz besäße. STEENSTRUP scheint, hiernach zu schließen, doch wohl keine Diagnose seiner Art gegeben, sondern diese erst von QUATREFAGES erwartet zu haben. Neuerdings hat APSTEIN bei der Bearbeitung der Tomopteriden der Plankton-expedition (3) eine nordische schwanzlose Tomopteris als neue Species unter dem Namen septentrionalis eingeführt. Wenn auch APSTEIN aus dem örtlichen Vorkommen dieser Art ihre Identität mit der T. septentrionalis STEENSTRUPS für möglich hält, so hätte er doch nach den Nomenklaturregeln einen neuen, noch nicht verwandten Speciesnamen für seine Art wählen sollen.

Neue Tatsachen aus der Anatomie der Tomopteriden bringt GRUBE (17), der einige in Alkohol konservierte Exemplare aus dem Petersburger Museum studierte. GRUBE hat als erster den ventralen Nervenstrang von Tomopteris gesehen. Nach seinen Angaben besteht dieser aus dicht nebeneinander liegenden Strängen, die ohne irgend welche Anschwellungen von vorn nach hinten verlaufen. Vorn bilden sie den engen Schlundring, der dorsal zu dem zweilappigen Gehirn anschwillt. Nervenfäden, die rechts und links vom Bauchstrange ausgehen, hat er in ihrem Verlaufe nicht weiter verfolgt. Genauer hat er sich dann mit den Flossen beschäftigt. Er beschreibt die dendritischen Verzweigungen in den Flossen, die dazwischen liegenden „Faserbündel“ und die auf der Unterseite gelegene Flossenpapille. Auch auf die Systematik geht zum ersten Male GRUBE ein. Er erkennt, daß Tomopteris zu den Anneliden gehört, und zwar zu den Chätopoden. Wenn ihr auch die für die Borstenwürmer sonst typische Eigenschaft, nämlich der Besitz von Bewegungsborsten, abgeht, so ist sie doch zu dieser Gruppe zu rechnen. Nach GRUBES Meinung macht nicht der Besitz von Borsten, sondern das Vorhandensein paariger, seitlicher Fortsätze den Chätopodencharakter aus. Er stellt eine neue Familie, die der Tomopteriden, auf und ist der Meinung, daß die von ESCHSCHOLZ, QUOY und GAIMARD, BUSCH und ihm selbst beobachteten Tiere zu ein und derselben Art, Tomopteris onisciformis

(Eschsch.), gehören. — Daß man die von Eschscholz gefundene T. onisciformis nicht gut mit der von Busch beschriebenen Helgoländer Form identifizieren kann, hat später Greeff dargelegt und für die nordische Art den Namen T. helgolandica vorgeschlagen. Die von Quoy und Gaimard beschriebene Tomopteris scheint mir eher mit der im Mittelmeer viel häufigeren T. scolopendra identisch zu sein. Was aber die Tomopteridenarten anbelangt, die Grube bei seiner Arbeit vorgelegen haben, so kann ich mit Bestimmtheit sagen, daß sie zu T. helgolandica und zu T. scolopendra gehören. Denn die von Grube unter Abbildung 10 gegebene Darstellung der Flossen läßt deutlich die plumpen Ruderäste und den schmalen Flossensaum von T. scolopendra erkennen. Außerdem scheint aber Grube, wenn er auch seine sämtlichen Exemplare mit der von Busch beschriebenen Art identifizieren zu können glaubt, doch die Verschiedenheit der Schwanzanhänge dieser Arten bemerkt zu haben. Er schreibt nämlich: „An beinahe allen vor mir liegenden Exemplaren erscheint die hintere Partie des Körpers bei weitem abgesetzter und dünner, als Busch abbildet, und stimmt mehr mit der Figur von Quoy und Gaimard überein; sie sieht bei den meisten wie ein nackter schwanzförmiger, zuweilen stark eingekrümmter Anhang aus, an dem man nur mit Mühe die Keime von Flößchen in Gestalt kleiner weißlicher Anschwellungen wahrnimmt. Seine Länge ist mitunter so beträchtlich, daß sie nur ein Drittel weniger als der übrige Körper beträgt.“ Erschien es mir hiernach schon wahrscheinlich, daß Grube einige Exemplare von T. scolopendra vor sich gehabt haben könnte, so wurde mir diese Vermutung zur Gewißheit, als ich die Grubeschen Originale untersuchen konnte. In der Tomopteridensammlung des Berliner Museums, die mir von dessen Verwaltung bereitwillig zum Studium überlassen wurde, befanden sich einige Exemplare, die die Bezeichnung „Kollektion Grube“ und den Vermerk: „aus dem Petersburger Museum“ trugen. Eine genauere Betrachtung der Tiere zeigte mir, daß sie sicherlich der Grubeschen Arbeit zu Grunde gelegen haben mußten. Die durch schlechte Alkoholkonservierung entstandenen Schrumpfungen fanden sich bei den Tieren Strich für Strich und Falte für Falte mit den Grubeschen Zeichnungen übereinstimmend wieder. Die Tiere waren also aus dem Petersburger Museum über Breslau nach Berlin gewandert. Eine Bestimmung der Tiere durch mich ergab, daß sie der Art T. scolopendra zugehörten.

In „A Naturalist’s rambles on the Devonshire coast“ schreibt

Gosse (12): „I have the pleasure of announcing a new animal of much elegance, which I believe to be a hitherto unrecognised form.“ ... „The elegant form, the clearness, and the sprightly, graceful movements of this little swimmer in the deep sea, render it a not altogether unfit vehicle for a commemoration of an honoured name in marine zoology.“ Deshalb benennt Gosse das neue Tier nach seiner Zeichnerin Johnstonella Catharina. Zwei Jahre später führt er es aber selbst in seiner „Marine Zoology“ (13) unter dem Namen Tomopteris scolopendra auf. Auf Grund seiner Zeichnung glaube ich aber annehmen zu müssen, daß ihm T. helgolandica Greeff vorgelegen hat.

Im Jahre 1858 veröffentlichten R. Leuckart und Pagenstecher (19) Untersuchungen über niedere Seetiere. Hierunter befand sich auch eine Arbeit über die Helgoländer Tomopteris. Die Kenntnis der Anatomie dieser Tiere erweiterten die Verfasser durch die Entdeckung von „ziemlich großen, von wulstartigen Rändern umgebenen flimmernden Querspalten, die in einiger Entfernung von der Medianlinie des Bauches rechts und links von dem 4. und 5. Fußpaar angebracht sind.“ Dies sind die weiblichen Geschlechtsöffnungen, die sonderbarerweise von vielen späteren Beobachtern nicht wieder aufgefunden worden sind. Die Bildung der Eier erfolgt in den Fußstummeln. Das Gehirn wie auch die diesem aufliegenden Augen haben Leuckart und Pagenstecher gleichfalls beobachtet. Die Linsen der Augen sollen nach ihren Angaben doppelt sein. Ein paar Bläschen, die sie außerdem im Gehirn beobachteten, deuteten sie als Gehörorgane. Den Bauchstrang haben sie nicht gefunden. Die von den beiden Verfassern entdeckte neue Art T. quadricornis ist als eine Jugendform der Helgoländer Art aufzufassen.

Im nächsten Jahre (1859) erschien in „The Transactions of the Linnean Society of London“ eine Arbeit von Carpenter (5), die im darauf folgenden Jahre durch eine von demselben Verfasser in Gemeinschaft mit Claparède (6) gemachte Tomopteris-Untersuchung ergänzt wurde. Die beiden Autoren wenden sich zunächst zu einer Erörterung der von Leuckart und Pagenstecher entdeckten neuen Art T. quadricornis. Sie sind der Meinung, daß es sich hierbei nur um ein Jugendstadium der Helgoländer Form handle. Sie sind überzeugt, daß das zweite Paar von Kopfanhängen nur ein Larvencharakter sei und den ausgewachsenen Tieren fehle. Außerdem entdeckten sie auf dem Kopfe dorsal rechts und links vom Gehirn gelegen 2 Wimperorgane („ciliated

epaulettes"). Wie Leuckart und Pagenstecher, konnten auch sie den Bauchnervenstrang nicht finden. Die Strömung in der Leibeshöhle erklären sie durch Cilienbekleidung der Leibeshöhlenwand. Die in dieser Strömung treibenden Körperchen sind nach ihrer Meinung Spermatozoen. Diese selbst sollen doppelt geschwänzt sein und in den rudimentären Parapodialanhängen des Schwanzstückes gebildet werden. An den von ihnen als hohl aufgefaßten Anhängen haben sie Ausführgänge beobachtet. Die in den übrigen Parapodien liegenden männlichen Sexualdrüsen hielten sie für rudimentäre Ovarien. Die von Grube beobachteten Fadenbündel in den Flossen beschreiben sie als große, mit Fäden erfüllte „trichocysts".

Trotzdem sich so schon eine ganze Reihe von Forschern eingehender mit Tomopteris beschäftigt hatten, geschah es doch noch, daß das bereits dreimal neu entdeckte Tier noch ein viertes Mal entdeckt und mit einem vierten neuen Namen belegt wurde. Dalyell fand Tomopteries und beschrieb sie unter dem Namen Nereis phasma.

Bisher waren die anatomischen Untersuchungen fast ausschließlich an T. helgolandica gemacht worden; nun erschien im Jahre 1861 eine Arbeit von Keferstein (18), die sich mit der Mittelmeerform T. scolopendra beschäftigt. Keferstein hat eine eingehende, wertvolle Beschreibung des Nervensystems gegeben. Der Bauchstrang besteht aus 2 eng aneinander liegenden Strängen, „die für jeden Fußstummel eine schwache Anschwellung bilden, so daß dort der Bauchstrang 0,18 mm breit wird. In jeder solchen Anschwellung entspringt ein Nerv, der bis in die Fußstummel zu verfolgen ist. Der Bauchstrang besteht aus feinen Längsfasern und dazwischenliegenden Zellen, die namentlich in den Anschwellungen sich häufen." Die rosettenförmigen Organe der Flossen hat Keferstein für Sinnesorgane angesehen.

Eine weitere Beschreibung des Nervensystems erhalten wir von Allman (1), der in seiner Veröffentlichung: „On some recent results with the towing net on the south-coast of Ireland" über einige von ihm an der Südküste von Irland beobachtete junge Tomopteriden berichtet. Seine Befunde stimmen mit den Beobachtungen Kefersteins in den Hauptsachen überein.

Auf der Expedition zur physikalisch-chemischen und biologischen Untersuchung der Nordsee im Sommer 1872 wurde auch Tomopteris beobachtet. Möbius (22) fügt der Fangstatistik noch eine Bemerkung bei. Er ist der Ansicht, daß die Südseeform Eschscholz' mit der Nordseeform identisch ist.

Vejdovsky (30), der im Jahre 1878 seine Beiträge zur Kenntnis der Tomopteriden veröffentlichte, hat sich eingehend mit dem Nervensystem beschäftigt. Bei seinen Untersuchungen sind ihm aber die von Keferstein entdeckten, seitlich vom Bauchstrang entspringenden Nervenäste entgangen. Die Verteilung der Fasern und der Nervenzellen im Bauchstrange hat er richtig erkannt. Die rosettenförmigen Organe der Flossen hält er für Sehwerkzeuge und nennt sie Flossenaugen. Außerdem untersuchte er die Geschlechtsorgane. Was die Systematik anbetrifft, so faßt er die bisher bekannten Tomopteriden in 3 Arten zusammen: T. onisciformis Eschsch., T. scolopendra Keferst. und T. vitrina n. sp. Die letzte Art wurde von ihm bei Triest entdeckt.

In den Jahren 1866/67 beobachtete Greeff (15) auf der kanarischen Insel Lanzarote eine Anzahl pelagischer Anneliden, darunter auch Tomopteris. Wir verdanken ihm 3 neue Arten, von denen 2, T. Kefersteini und T. levipes, den kanarischen Inseln und eine, T. Eschscholzi, dem südatlantischen Ozean entstammen. Außerdem untersuchte er die Neapler T. scolopendra und die Helgoländer Form, die bisher T. onisciformis hieß. Da aber diese Art sicherlich mit der von Eschscholz entdeckten T. onisciformis nicht identisch ist, gab Greeff der Helgoländer Form den Namen T. helgolandica. Nach einem historischen Rückblicke über die bereits gemachten Untersuchungen an Tomopteris geht er dann zur Morphologie über. Zunächst widerlegt er die Annahme von Carpenter und Claparède, daß die kleinen Borstententakel nur ein Larvencharakter wären. Diese Organe sind auch bei den ausgewachsenen Tieren vorhanden. Ihre Kontraktilität und ihre leichte Verletzbarkeit sind daran schuld, daß sie oft übersehen wurden. Greeffs Darstellung des Nervensystems stimmt der Hauptsache nach mit Kefersteins Beschreibung überein. Neu sind nur die von ihm gesehenen feinen Nervenfäden, die in der ganzen Länge des Bauchstranges von den beiderseitigen Nervenzellreihen entspringen und den Hautmuskelschlauch innervieren. Weiterhin erörtert er die bisher gemachten Angaben über die rosettenförmigen Flossenorgane. Seine eigenen Beobachtungen bringen ihn zu dem Schlusse, daß es sich hierbei um Drüsenschläuche handle, die ein ölartiges Sekret absondern. Von der Muskulatur der Fußstummel sagt er: „Für jeden Fußstummel sind 2 Paar Quermuskeln vorhanden, von denen das eine Paar über dem Bauchnervenstrange und zwischen je zwei gangliösen Anschwellungen desselben von dem hier verdickten Leibesmuskelschlauch entspringt, um dann, der eine nach außen und vorn, der

andere nach außen und hinten, zu laufen und dann an der Basis des Fußstummels zusammenzutreffen und in diesen zum Teil ihre Fasern kreuzend einzustrahlen. Das zweite Paar entspringt von der inneren, mittleren Dorsalfläche des Leibesmuskelschlauches und gerade den gangliösen Anschwellungen des Bauchnervenstranges gegenüber. Von hier aus gehen die beiden Muskelbündel etwas divergierend gegen den Fußstummel, um sich in der Bauch- und Rückenfläche desselben auszubreiten." Greeff setzte seine Untersuchungen über Tomopteris im Jahre 1880 auf der westafrikanischen Insel Rolas fort. 1882 erschien im Zoologischen Anzeiger eine Arbeit von ihm, die die rosettenförmigen Flossenorgane der Tomopteriden und 2 neu entdeckte Arten behandelte. In der 1885 veröffentlichten dritten Tomopterisarbeit (14) geht Greeff auf die zuletzt genannte näher ein. Nach seinen Beobachtungen sind die rosettenförmigen Organe als Leuchtwerkzeuge aufzufassen. Er selbst hat bei Nacht die fraglichen Organe an den in Aquarien gehaltenen Tomopteriden leuchten sehen. Ferner hat er das Kopfsegment mit seinen Anhängen und die Geschlechtsorgane von Tomopteris untersucht. Er hat den Nerven, der den Fühlercirrus versorgt, gesehen und ist der Meinung, daß der erste kleine Borstencirrus stets bei jungen wie bei alten Tieren vorhanden sei. Die weiblichen Genitalspalten hat er wiedergefunden, und er glaubt, in den paarigen, birnförmigen Schläuchen, die er in den 3 vorletzten Segmenten gesehen hat, die Hoden entdeckt zu haben.

Chun (7) hat bei seinen Untersuchungen über die pelagische Tierwelt in größeren Meerestiefen auch 2 Arten von Tomopteris beobachtet. In den Tiefen von 500—1300 m fand er diese beiden Arten regelmäßig. Die kleinere Art, die er T. elegans nennt, ist mit T. Kefersteini Greeff identisch. Er fand sie seltener als die größere T. euchaeta Chun. Diese Art, die sicher der T. scolopendra Keferst. sehr nahesteht, wird bis 30 mm lang. Die Borstencirren übertreffen die Körperlänge um das Doppelte bis Dreifache. Die ausgewachsenen Tiere besitzen einen Schwanzanhang, der ebensoviel rudimentäre Parapodienansätze hat, wie der übrige Körper ausgebildete Parapodien. Das erste Borstencirrenpaar hat Chun bei keinem Exemplar dieser Art gesehen. Nach seinen Beobachtungen liegt das Gehirn bei den jungen Tieren von T. euchaeta vor den Borsten des großen Cirrus. Mit fortschreitendem Wachstum rückt es erst in die Mitte des Kopfes. Auf dieses Wandern des großen Ganglions führt er auch die Entstehung eines dieser Art eigenen grubenförmigen Sinnesorganes am Kopfe zurück.

„Auf der Dorsalseite des Kopfes, zwischen den beiden Wimperepauletten liegt nämlich die Oeffnung einer tiefen Grube, die, trichterförmig sich verengernd, schräg nach unten und hinten an dem Gehirn endigt.“ Chun hat sie bei allen ausgewachsenen Tieren gefunden. Den jüngsten Exemplaren fehlt sie, während sie bei mittelgroßen Exemplaren nicht halb so groß wie bei den ausgewachsenen Tieren war. Ob sich an dieser Stelle Flimmerung zeigte, konnte er nicht feststellen. Die Augen besitzen nach Chuns Beobachtungen eine vierteilige Linse. Außerdem glaubte er, daß die Muskulatur der Borstencirren vom Gehirn aus innerviert würde. Die Borstencirrusmuskulatur selbst hat er deutlich erkannt. Was die Geschlechtsorgane anlangt, so konstatierte Chun, daß die Lage der Ovarien in den Parapodien streng fixiert ist. Sie befinden sich konstant an der Dorsalseite der Parapodien in der Höhe der Gabelung letzterer. Besondere Aufmerksamkeit wandte er den Eiern zu. Die Zahl der kleineren, den einzelnen Eiern ansitzenden Zellen ist eine durchaus konstante. „Stets und ohne Ausnahme haften der Eizelle 7 kleine Zellen an.“ Diese Zellen repräsentieren keine Nährzellen. Die Ernährung und das Wachstum der Eier erfolgt vielmehr durch die in die Leibeshöhle diffundierte Nährflüssigkeit. Daß die 7 kleinen Zellen sich allmählich zu Eiern entwickeln, ist nach Chuns Beobachtungen auch nicht der Fall. — Fernerhin hat der Verfasser beobachtet, daß der Bildungsmodus der Tomopterideneier der Eientwickelung bei Phyllopoden und Insekten ähnelt. „Die Ovarien der Tomopteriden setzen sich aus Fächern von je 8 Zellen zusammen; in jedem Fache entwickelt sich eine der ursprünglich gleich großen Zellen zu der Eizelle.“ Die 7 kleineren Zellen sind wohl morphologisch den Nährzellen (Dotterbildungszellen) der Phyllopoden und Insekten gleichzusetzen, obwohl sie in physiologischer Hinsicht nicht dieselbe Rolle spielen. „Immerhin ist es möglich, daß sie bei dem ersten Heranwachsen des Eies im Ovarium Nährmaterial abgeben, und daß sie nur deshalb nicht völlig von dem Ei resorbiert werden, weil dasselbe durch frühzeitiges Loslösen unter sehr günstigen Ernährungsverhältnissen in der Leibeshöhle flottiert.“ Die zur Entleerung der Eier dienenden Genitalspalten vermochte Chun nicht aufzufinden.

In der Versammlung der Warschauer Naturforscher-Gesellschaft im Jahre 1889 sprach E. Meyer (21) über die morphologische Bedeutung der borstentragenden Fühlercirren von Tomopteris. Das lange zweite Fühlerpaar der Tomopteris gehört nach

Meyer nicht der Kopfregion an, sondern ist als ein Paar über den Mund nach vorn hinausgeschobener Rumpfparapodien zu deuten. Bei jungen Tieren liegen sie noch hinter dem Mund und sind noch den übrigen Parapodien sehr ähnlich. Ein besonders wichtiges Argument ist aber die Tatsache, daß sie nicht vom Gehirn, sondern vom ersten Ganglienknoten des Bauchmarkes aus innerviert werden.

Eine wertvolle anatomische Arbeit über Tomopteris stammt von Fullarton und erschien 1895 in den Zoologischen Jahrbüchern (11). Sie beschäftigt sich ausschließlich mit den Fortpflanzungsorganen und Fortpflanzungsprodukten der Helgoländer Form, die Fullarton noch Tomopteris onisciformis nennt. Besonders die bisher noch völlig unbekannten Verhältnisse der männlichen Fortpflanzungsorgane von Tomopteris werden durch diese Arbeit klargelegt. Die Hoden der Männchen liegen ebenso wie die Ovarien der Weibchen in den Ruderfortsätzen der Parapodien. Die Ausführungsöffnungen der männlichen Geschlechtsprodukte liegen an der Basis der am Schwanzteile des Tieres sitzenden rudimentären Fußstummel. In der Nähe eines jeden solchen Fußstummels liegt eine kugelige Blase, die nach außen mit der soeben erwähnten Oeffnung mündet und durch eine zweite nach innen führende Oeffnung die in der Leibeshöhle flottierenden Spermatozoen aufzunehmen vermag. Die Spermatozoen, die nach Fullarton mit nur einem Schwanze versehen sind, schwimmen, nachdem sie sich von der Keimdrüse losgelöst haben, in der Leibeshöhle herum und werden in der beschriebenen kugeligen Samenblase bis zu ihrer Ausstoßung aufgespeichert. — Von den weiblichen Geschlechtsorganen schildert der Verfasser die Entwickelung der Ovarien aus dem Endothel, die Bildung der Eier und die bereits von Leuckart und Pagenstecher entdeckten weiblichen Ausführöffnungen. Die Arbeit Chuns scheint ihm nicht bekannt gewesen zu sein.

Die letzte Tomopteridenarbeit ist rein systematisch. Die im Jahre 1889 ausgeführte Planktonexpedition der Humboldtstiftung hatte auch ein reiches Tomopteridenmaterial erbeutet. Apstein, der die Bearbeitung dieser Gruppe übernommen hatte, veröffentlichte nach einem bereits früher gegebenen Vorberichte (2) im Jahre 1900 die Ergebnisse seiner Untersuchungen (3). Wir verdanken ihm die erste gründliche Systematik der Tomopteriden. Wie Grube, betrachtet er die Tomopteriden als einzige Familie der Gymnocopa und stellt sie den übrigen Polychaeta gegenüber. Die borstenlosen Parapodien, die borstentragenden Fühlercirren,

die nicht durch Dissepimente getrennten Körpersegmente scheinen ihm genügend, diese Trennung zu rechtfertigen. — Von der Anatomie gibt er nur so viel, wie für die Bestimmung der Arten nötig ist. Nach ihm fehlt das erste Fühlercirrenpaar manchen Arten konstant, bei anderen ist es stets vorhanden. In den rosettenförmigen Organen und Flossendrüsen fand er Merkmale, die sich für die Bestimmung der Arten sehr gut verwerten ließen. Je nach dem Vorhandensein oder Fehlen dieser Organe an den einzelnen Parapodien unterscheidet er 12 Arten. Außerdem gibt Apstein ein noch ergänzungsbedürftiges Bild von der geographischen und vertikalen Verbreitung der Tomopteriden.

Systematisches.

Eine systematische Trennung der einzelnen Tomopterisarten hat uns die Arbeit Apsteins ermöglicht. Wenn ich mich nun im folgenden mit der Systematik der Tomopteriden befasse, so habe ich keineswegs die Absicht, ein neues System an Stelle des von Apstein aufgestellten zu setzen. Ich möchte nur versuchen, die von diesem Forscher gekennzeichneten Arten nach biologischen Gesichtspunkten zu ordnen. Es ist allerdings ein scheinbar recht äußerliches Merkmal, welches ich zur Einteilung der Tomopteriden verwende, nämlich: die Länge des Schwanzanhanges. Wie die nachfolgenden Ausführungen zeigen werden, kommt aber diesem Merkmal doch eine tiefere biologische Bedeutung zu, als es zunächst den Anschein hat.

Betrachtet man die 12 bisher bekannten Tomopteridenarten rein äußerlich, so wird man sie in zwei Gruppen trennen können:

1) Tomopteriden ohne Schwanzanhang,
2) Tomopteriden mit Schwanzanhang.

Die mit einem Schwanzanhange versehenen Arten kann man aber wieder je nach der Beschaffenheit des Schwanzes in zwei Unterabteilungen gruppieren:

a) Tomopteriden mit langem, vom übrigen Körper deutlich abgesetztem Schwanzanhang;
b) Tomopteriden mit einem kürzeren Schwanze, an dem die rudimentären Parapodien nicht gleichwertig, sondern, je näher sie dem übrigen Körper stehen, desto größer und ausgebildeter sind, so daß der Schwanz ganz allmählich in den Körper übergeht.

Die schwanzlosen Arten sind:

T. mariana GREEFF, T. septentrionalis APST.,
T. Rolasi GREEFF, T. Eschscholzi GREEFF,
T. Kefersteini GREEFF, T. planktonis APST.

Diesen gegenüber stehen die geschwänzten Arten:

T. helgolandica GREEFF, T. nationalis APST.,
T. vitrina VEJDOVSKY, T. scolopendra KEFERST.,
T. levipes GREEFF, T. euchaeta CHUN.

Von diesen Arten haben nur die beiden letzten einen langen, vom übrigen Körper scharf abgegrenzten Schwanzanhang. Weshalb dieser Anhang überhaupt vorhanden und gerade nur bei einigen Arten vorhanden ist, konnte man bisher nicht erklären. Nach meiner Meinung kommt ihm eine biologische Bedeutung zu. In der Jugend sind sämtliche Tomopteriden schwanzlos; erst wenn sie ausgewachsen sind, eine bestimmte, ziemlich konstante Parapodienzahl ausgebildet haben und geschlechtsreif geworden sind, wird der Schwanz angelegt, der, wie T. euchaeta zeigt, an Länge die des übrigen Körpers nicht nur erreicht, sondern mitunter sogar übertrifft.

Die Organisation dieses Schwanzanhanges ist der des übrigen Körpers ganz ähnlich. Die Längs- und Quermuskulatur, die den ganzen Körper durchläuft, setzt sich auch durch die ganze Länge des Schwanzes fort. Dadurch, daß die parapodialen Ausstülpungen des Körpers das Stadium kleiner Knospen nicht überschritten haben, ist aber die Parapodialmuskulatur in der Entwickelung gänzlich zurückgeblieben. Das Lumen der Leibeshöhle wird im Schwanze fast ganz vom Darme ausgefüllt. Bei T. helgolandica fand FULLARTON an den rudimentären Parapodialanhängen des Schwanzteiles die Samenblasen liegen, die auch an diesen Anhängen nach außen münden. Die gleichen Verhältnisse konnte ich bei T. scolopendra konstatieren. Dieses Vorhandensein von Sexualorganen, die in den übrigen Körpersegmenten nicht zu finden sind, legt die Vermutung nahe, daß der Schwanzanhang bei der Fortpflanzung der Tomopteris eine Rolle spiele. Das kann aber wohl kaum der Fall sein. Denn einmal besitzen die Weibchen der geschwänzten Arten einen äußerlich dem Schwanzanhange des Männchens ganz gleichen Anhang, ohne daß dieser mit den weiblichen Sexualorganen in irgend welchem Zusammenhange steht, und dann ist die bei weitem größere Zahl von Tomopterisarten schwanzlos. Bei diesen ungeschwänzten Arten liegen, wie ich bei T. Kefersteini feststellen konnte, die Samenblasen in der Nähe

der Parapodien der letzten Körpersegmente. Der Anhang der geschwänzten Arten ist demnach eher als eine durch irgend welche biologischen Verhältnisse bedingte Umwandlung der letzten Körpersegmente aufzufassen.

Ich glaube nun, daß dieser fadenförmige Anhang in einer gewissen Korrelation mit den Fortbewegungsorganen steht, ja, daß er selbst als eine Art Fortbewegungsorgan aufzufassen ist. Zunächst müssen wir uns die Fortbewegung von Tomopteris einmal näher ansehen.

Die Bewegung der Tomopteriden ist an das Vorhandensein von zwei in ihrer Wirkungsweise verschiedenen Organsystemen gebunden:

1) an die Organe der aktiven Bewegung,

2) an die Organe der passiven Bewegung.

Die aktive Bewegung kommt durch den Gebrauch der zahlreichen, an beiden Seiten des Tomopteridenkörpers sitzenden Ruderparapodien zu stande. Unausgesetztes Schlagen dieser Ruder treibt den Wurmkörper vorwärts. Als echter Planktonorganismus besitzt aber Tomopteris auch noch Schwebeorgane, die ihr eine passive Bewegung im Wasser, ein Schweben ermöglichen. Der Hauptschwebeapparat besteht in den allen Tomopterisarten zukommenden großen Borstencirren, die, von einem mit Muskeln gut versehenen Parapodium getragen, in der Nähe der Mundregion auf beiden Seiten des Wurmkörpers ansitzen. Die Länge dieser Cirren ist bei den einzelnen Arten verschieden. Das Längenminimum beträgt die Hälfte der Körperlänge, während das Maximum die vierfache Körperlänge ausmacht. Diese Borsten, die nach den Enden hin immer dünner werden und schließlich in eine feine Spitze auslaufen, sind infolge ihrer Länge zu einer für das Schweben erforderlichen Oberflächenvergrößerung des Tieres sehr geeignet.

Die sehr gut ausgebildete Muskulatur, die den Borsten innerhalb der Borstenparapodien ansitzt, ermöglicht eine Beweglichkeit der Borsten nach allen Richtungen des Raumes. Dieser Bewegbarkeit ist auch die allmähliche Verjüngung des Borstenkörpers nach den freien Enden hin sehr günstig. Für das Schweben des Wurmkörpers kommt hauptsächlich nur die Bewegbarkeit der Borsten in der Horizontalebene, d. h. in der Körperebene in Betracht. Bewegungen der Borsten nach anderen Richtungen werden Richtungsänderungen in der Gesamtbewegung des Tieres bewirken, oder mit anderen Worten: sie dienen der Steuerung. Die Wirk-

samkeit der Borstencirren als Schwebeapparat zeigt am besten die Textfig. A.

AB sei die Körperachse des Wurmes, und MC und MD seien je ein senkrecht zu dieser stehender Borstencirrus. Dann ist das Viereck $ACBD$ die für das Schweben des Wurmes in Betracht kommende Unterstützungsfläche: Der Wurm ist im Gleichgewicht, solange sich sein Schwerpunkt senkrecht über dieser Fläche befindet. Verlassen die Borstencirren aber die Stellung $MC \perp AB$ und $MD \perp AB$ und nähern sie sich der Körperachse, so daß sie etwa wie ME und MF liegen, dann wird, wie die Figur zeigt, die Unterstützungsfläche kleiner, denn $\square AEBF < \square ACBD$. Noch deutlicher zeigt sich die durch Verkleinerung des von MC mit AB gebildeten Winkels hervorgerufene Verkleinerung der Unterstützungsfläche in der durch MG und MH bezeichneten Lage der Borstencirren. Daß $MC \perp AB$ und $MD \perp AB$ in der Tat das Optimum für ein Schweben des Wurmkörpers bedeutet, zeigt auch eine Verschiebung von MC und MD nach MJ und MK: $MJBK < ACBD$.

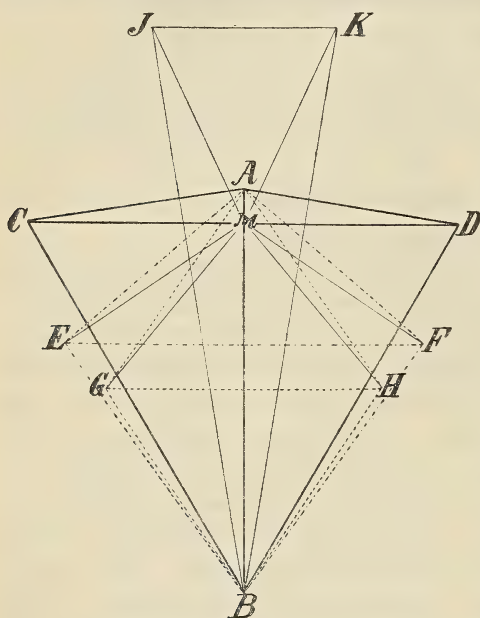


Fig. A.

Nachdem wir nun die für das Schweben der Tomopteris im Wasser nötigen Grundbedingungen: 1) das Vorhandensein von Schwebeorganen, 2) die beste Art des Gebrauchs dieser Organe, die in ihrer senkrechten Stellung zur Körperachse besteht, festgestellt haben, wollen wir versuchen, die aus dem Zusammenwirken von Bewegungs- und Schwebeorganen erzielte Fortbewegung der Tomopteris zu erklären. Am besten erreichen wir diesen Zweck, wenn wir die bei der Bewegung auf den Wurmkörper wirkenden Kräfte physikalisch erörtern.

In Textfig. B sei AB die Achse des Wurmkörpers. Da Tomopteris beim Schwimmen meist eine gegen die Horizontale geneigte Stellung einnimmt, sei der Neigungswinkel von AB zur Horizontalen AX gleich dem Winkel BAX. S sei der Schwerpunkt des Tieres. Fälle ich nun $BD \perp AX$, so erhalte ich die Projektion von AB auf die Horizontale und mit ihr den Widerstand, den das Wasser der in der Richtung SP sinkenden AB entgegensetzt. Da dieser Wasserwiderstand AD der Schwerkraft

Fig. B.

SP entgegenwirkt, muß ich ihn von dieser subtrahieren, um die Größe der Kraft zu erhalten, die S in Wirklichkeit nach unten bewegt. Zu diesem Zwecke trage ich AD auf SP von S bis Q ab; dann ist PQ die in senkrechter Richtung nach unten auf S wirkende Kraft. Die seitlich dem Wurmkörper ansitzenden Ruderparapodien geben aber durch ihre Bewegung dem Wurm einen Antrieb in der Richtung der Körperachse. Diese Kraft sei SW. Trage ich nun PQ auf SP von S bis V ab, dann wirken auf S zwei Kräfte SW und SV. Die aus diesen beiden Kräften resultierende Kraft muß die Diagonale eines Parallelogrammes dar-

stellen, dessen Seiten *S W* und *S V* sind. Konstruiere ich dieses Parallelogramm, so erhalte ich *S R* als die Resultante. Der Schwerpunkt *S* und mit ihm der Wurmkörper bewegt sich also in der Richtung *S R* mit einer Kraft, die durch die Länge von *S R* bestimmt ist. Wir ersehen hieraus, daß *S W*, die durch die Arbeit der Parapodien hervorgebrachte Kraft, desto größer sein muß, je kleiner die Differenz des Uebergewichtes und des Wasserwiderstandes ist. Jede Vergrößerung dieser Differenz kommt der durch das Tier geleisteten Ruderarbeit zu gute. Da das Uebergewicht eine konstante Größe ist, ist eine Arbeitsersparnis für das Tier aber nur durch eine Vergrößerung des Wasserwiderstandes zu erreichen. Der Wasserwiderstand ist das Produkt aus dem Formwiderstand und der inneren Reibung: Wasserwiderstand = Formwiderstand $\times$ innerer Reibung. In dieser Gleichung stellt aber die innere Reibung gleichfasls einen konstanten Wert vor, während der Formwiderstand allein eine variable Größe ist. Eine Vergrößerung des Wasserwiderstandes ist daher lediglich durch eine Vergrößerung des Formwiderstandes zu erreichen. Der von Tomopteris dem Wasser geleistete Formwiderstand hängt aber von der Größe und Stellung der diesem Wurme eigentümlichen Borstencirren ab. Wir haben bereits gesehen, daß die Entfernung der Endpunkte beider Borsten voneinander die Größe der beim Schweben des Tieres in Betracht kommenden Oberfläche bedingt. Je größer dieser Abstand ist, desto besser sind die Schwebebedingungen. Die durch Veränderung der Cirrenstellung erzielte Vergrößerung oder Verkleinerung des Abstandes haben wir bereits untersucht, aber auch durch Verlängerung der Cirren selbst ist eine Vergrößerung des Abstandes der Cirrenenden zu erreichen. Dementsprechend werden die Tomopterisarten, die mit den längsten Borstencirren ausgerüstet sind, bei ihrer Fortbewegung am wenigsten Ruderarbeit auszuüben haben. Die Arten T. scolopendra und T. euchaeta sind in dieser Hinsicht am besten ausgebildet. Bei der letzten erreichen die Borstencirren sogar eine Länge, die der 3- bis 5-fachen Körperlänge entspricht.

Diese langen, aus starrer Chitinsubstanz bestehenden Borsten müssen natürlich den Schwerpunkt dieser Tiere sehr weit nach vorn verlegen. Demgemäß müßte der vordere Teil des Wurmkörpers nach unten gezogen und ein aufrechtes Schwimmen zur Unmöglichkeit werden. Nur ein Gegengewicht am Hinterende des Körpers kann der übermäßigen Belastung des Vorderkörpers entgegenwirken; und dieses Gegengewicht ist der Tomopteriden-

schwanz. Wie der Schwanz eines Papierdrachens diesen vor einem Absturz kopfüber bewahrt, so wirkt der Schwanz der Schwebeformen von Tomopteris als Gleichgewichtsorgan.

Betrachten wir nun die Ruderwerkzeuge, d. h. die Flossenparapodien der einzelnen Tomopteridenarten genauer, so sehen wir, daß die Ausbildung dieser Fortbewegungsorgane bei den verschiedenen Arten sehr verschieden ist. Wie die Abbildungen zeigen, sind die Flossen von T. septentrionalis am besten ausgebildet (Textfig. C). Breite Flossensäume umgeben die schlanken Ruderäste des Parapodiums. Die gesamte Ruderfläche bildet eine Ellipse, deren Flächeninhalt die Oberfläche des Ruderastes um beinahe,

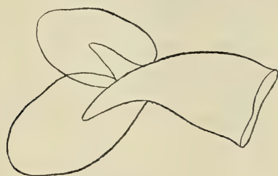


Fig. C.



Fig. D.

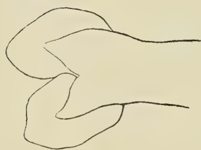


Fig. E.



Fig. F.

das Sechsfache übertrifft. Apstein hat bis zu 21 Paar Ruderparapodien bei dieser Art beobachtet. Sowohl der Bau als auch die Anzahl dieser Ruder charakterisieren diese Form als einen vorzüglichen Schwimmer, der auf das Schweben nicht so angewiesen ist wie andere Arten. Dementsprechend besitzt auch T. septentrionalis Borstencirren, die nur halb so lang wie der Wurmkörper werden.

Nächst dieser Art ist T. Kefersteini mit den besten Rudern versehen (Textfig. D). Die Fläche des Flossensaumes macht bei ihr die 5-fache Oberfläche des Ruderfortsatzes aus. Die Anzahl der Fußstummelpaare überschreitet nicht die Zahl 15, und die Länge der Borstencirren ist gleich $^3/_4$ der Körperlänge. Diese beiden genannten Arten sind die besten Schwimmer unter den Tomopteriden. Man trifft sie in allen Meerestiefen. Außer ihnen gehören zum schwanzlosen Typus noch die Arten T. planktonis

(Textfig. F), T. Rolasi und T. mariana (Textfig. E). Die plumper gebaute T. planktonis besitzt Borsten von beinahe Körperlänge, während die einander sehr nahestehenden Arten T. Rolasi und T. mariana mit Borstencirren von $^2/_3$ Körperlänge versehen sind.

Den ausgeprägten Schwanztypus finden wir nur bei 2 Arten: T. euchaeta (Textfig. H) und T. scolopendra (Textfig. J). T. euchaeta, deren Flossen aus kurzen, plumpen Ruderfortsätzen und einem schmalen Flossensaume bestehen, ist für aktives Schwimmen sehr unvorteilhaft gebaut. Der Flossensaum, der für einen raschen, kräftigen Ruderschlag allein in Betracht kommt, umgibt den Ruderfortsatz nicht wie bei anderen Arten ganz und gar, sondern sitzt ihm nur an 2 anstoßenden Seiten an. Seine Fläche ist kaum so groß wie die Oberfläche des Ruderastes selbst. Auch die Anzahl der Ruderparopodien ist im Verhältnis zu der Größe dieser Art nur gering. T. euchaeta besitzt nicht mehr als 15 Parapodienpaare.



Fig. G.

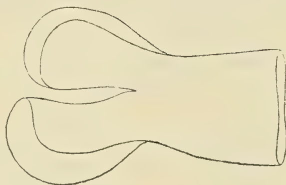


Fig. H.

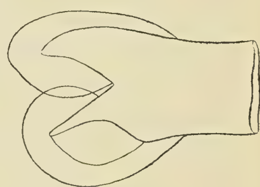


Fig. J.

Wenn also mangelnde Schwimmfähigkeit durch das Vorhandensein guter Schwebeapparate ausgeglichen wird, müssen bei T. euchaeta diese Apparate in möglichst vollkommener Form vorhanden sein. Und so ist es in der Tat. T. euchaeta besitzt Schwebeborsten, deren Länge die Körperlänge des Tieres um das Drei- bis Fünffache übersteigt. Als Gegengewicht für diese den Vorderkörper stark belastenden Vorrichtungen dient ein Schwanzanhang, der bei einigen mir vorliegenden Exemplaren doppelt so lang wie der Wurmkörper ist.

Die andere geschwänzte Tomopterisart, T. scolopendra (Textfig. J), unterscheidet sich von euchaeta durch den Besitz bedeutend besser ausgebildeter Ruder. Bei ihr umgeben die Flossensäume den Ruderast ringsum in seiner ganzen Länge; und die Fläche des Flossensaumes ist $1^1/_2$mal so groß wie die Oberfläche des Ruderastes. Außerdem besitzt diese Art eine bedeutend größere Anzahl von Ruderparapodien. Es sind nämlich bei T. scolopendra

bis 20 Fußstummelpaare beobachtet worden. Infolge dieser besseren Ausbildung des Ruderapparates ist die Entwickelung der Schwebeorgane nicht so bedeutend wie bei euchaeta: die Länge des Borstencirrus von scolopendra überragt nur etwas die Länge des Wurmkörpers und die des Schwanzanhanges zusammengenommen.

Haben wir so im System der Tomopteriden die beiden biologischen Gruppen der ungeschwänzten und der geschwänzten Arten geschieden, so finden wir noch eine Anzahl Arten, die, nach ihrem Aeußeren zu schließen, scheinbar zu den geschwänzten Arten zu rechnen wären. Sie besitzen nämlich ein schwanzartiges Hinterende, während jedoch ihre kurzen Borstencirren sie keineswegs als Schwebeformen charakterisieren. Diese schlechtere Ausbildung des Schwebeapparates wäre schon ein genügender Grund, sie aus der Gruppe der geschwänzten Schwebeformen auszuschließen. Vergleichen wir nun noch die verschiedenen Arten der Ausbildung des hinteren Körperendes bei den schwanzlosen Schwimmformen, den geschwänzten Schwebeformen und den in Frage kommenden, scheinbar geschwänzten Formen, so werden wir in der Verschiedenheit der letzten Parapodienpaare deutliche Unterscheidungsmerkmale finden. Wenn nämlich bei den schwanzlosen Arten die Parapodien der letzten Körpersegmente zwar immer kleiner sind als die der übrigen Segmente, so sind sie doch stets als vollkommen ausgebildete Parapodien zu erkennen. Bei den geschwänzten Formen sind dagegen die Parapodialanlagen der zum Schwanze umgebildeten letzten Segmente kaum noch als Hautverdickungen wahrzunehmen. Bei den 4 Arten aber, die ich als eine Uebergangsform vom schwanzlosen zum geschwänzten Typus auffassen möchte, sind an dem stark verjüngten Hinterende deutlich erkennbare Parapodialanlagen zu sehen, die sich scharf vom Körper abheben. Nach dem Körper- oder Schwanzende zu nehmen diese ungegliederten Ausstülpungen der Körperwand allmählich an Größe ab. Diese Verjüngung des Wurmkörpers, die durch ein Zurückbleiben der Entwickelung der letzten Körpersegmente zu stande kommt, kann im Vergleich mit den deutlich ausgebildeten Schwanzanhängen der Schwebeformen kaum ein Schwanz genannt werden. Diese 4 Arten, die zwischen den beiden Gruppen der Schwimmer und der Schweber zu stehen scheinen, sind vielmehr als ursprünglich schwanzlose Arten aufzufassen, die die Tendenz haben, ihren Körper zu verlängern, ohne daß hierbei dieselben Gründe wie bei den geschwänzten Schwebeformen mitspielen.

T. helgolandica ist die bekannteste dieser scheinbar geschwänzten Arten. Sie besitzt bis 21 Paar vollkommen ausgebildete Ruderparapodien und außerdem noch mehrere Paare unvollkommenerer Fußstummel, die am verjüngten Hinterende sitzen. Die Fläche des Flossensaumes ist bei der abgebildeten Flosse (Textfig. G) zwei- bis dreimal so groß wie die Oberfläche des Ruderastes. Die Länge der Basalteile der einzelnen Parapodien ist aber im Vergleich zu der Länge dieser Teile bei den guten Schwimmern, z. B. bei Tomopteris Kefersteini, verhältnismäßig kurz. Während nämlich bei der letztgenannten Art diese Teile die Basalstücke der Borstencirren bedeutend an Länge überragen, sind bei T. helgolandica die Basalteile der Borstencirren größer als die Ruderparapodien. Kürzere Ruder müssen aber, um dieselbe Arbeit wie längere Ruder zu verrichten, öfter schlagen. Deshalb ist auch bei T. helgolandica die Anzahl der Parapodien so bedeutend. Eine Arbeitserleichterung durch so gut ausgebildete Schwebeapparate wie bei euchaeta kann bei helgolandica nicht erzielt werden, weil die Schwebevorrichtungen dieser nur an der Küste lebenden Form bei den starken Wellenbewegungen der Brandung verhängnisvoll werden würden. Euchaeta und scolopendra dagegen, die nur in einer Tiefe von 400 m gefunden werden, haben nicht gegen starke Wellenerscheinungen anzukämpfen und können sich ungefährdet ihrer Schwebeorgane bedienen.

Da also T. helgolandica weder gute Schwebeapparate noch sehr vorteilhafte Ruder besitzt, muß sie die geringe Güte ihrer Bewegungsorgane durch die Menge zu ersetzen suchen. Dadurch, daß auch beim ausgewachsenen, geschlechtsreifen Tier die am verjüngten Körperende sitzenden Parapodialanlagen allmählich zu vollausgebildeten Gliedmaßen heranwachsen, wird eine fortwährende Steigerung der Ruderkraft erzielt. Eine derartige Kraftsteigerung wird auch von der durch die Bildung von Geschlechtsprodukten andauernden Vermehrung des Körpergewichtes gefordert.

Das schwanzartig verjüngte Körperende von T. helgolandica ist also als eine stets unfertige, sich stetig mehr ausbildende Körperregion aufzufassen, die die Aufgabe hat, die Anzahl der Parapodien stetig zu vermehren. Außer Tomopteris helgolandica gehören noch 3 Tomopteris-Arten diesem Typus an: T. nationalis, T. vitrina, T. levipes. — Die nachfolgende Tabelle soll eine Uebersicht über die 3 Tomopteriden-Gruppen bieten.

Art	Schwanzanhang	Zweiter Borstencirrus	
T. septentrionalis	fehlt	$^1/_2$ körperlang	Schwimmformen ohne verjüngtes Körperende
T. Kefersteini		fast körperlang	
T. Eschscholzi		$^2/_3$ körperlang	
T. planctonis		fast körperlang	
T. Rolasi			
T. mariana		$^2/_3$ körperlang	
T. nationalis	mit rudimentären Parapodien		Schwimmformen mit verjüngtem Körperende
T. helgolandica		noch nicht körperlang	
T. vitrina		$^2/_3$ körperlang	
T. levipes			
T. euchaeta	deutlich abgesetzt, lang	3—5mal körperlang	Schwebeformen
T. scolopendra		2mal körperlang	

Anatomisches.

Da mir nur von T. Kefersteini zur Untersuchung wohl konserviertes Material zur Verfügung stand, habe ich meine anatomischen Beobachtungen hauptsächlich an dieser Form vornehmen können. Die übrigen Arten, von denen mir nur einige Exemplare zur Verfügung standen, kamen erst in zweiter Linie in Betracht. Aus diesem Grunde will ich nur eine Beschreibung der erstgenannten kleinen Mittelmeerform geben.

Tomopteris Kefersteini Greeff.

Diese kleine Form wird im ausgewachsenen, geschlechtsreifen Zustande bis zu 6 mm lang. Der gänzlich durchsichtige Wurmkörper erscheint infolge der an seinen Seiten entspringenden Parapodien dorso-ventral flachgedrückt. Die Anzahl der Parapodienpaare überschreitet bei den von mir untersuchten Exemplaren die Zahl 15 nicht. Außer diesen der Bewegung dienenden Körperfortsätzen besitzt das Tier einen vorn am Kopfe ansitzenden Fühler, der wahrscheinlich als Tastorgan dient, und 2 Paar Borstencirren. An den Fühler schließt sich der von den Autoren als Kopf bezeichnete Teil des Wurmkörpers, der sich nach dem Fühler zu abgestumpft-kegelförmig verjüngt. Zu beiden Seiten dieses kegelförmigen Kopfstückes sitzt ventralwärts je ein kleiner, am Ende

mit einer feinen Borste bewehrter Tentakel. Zahlreiche Nervenzellen zeichnen dieses kontraktile Organ aus.

Während diese Tentakeln seitlich und ventralwärts sitzen, bemerkt man dorsalwärts, und zwar gleichfalls seitlich ungefähr in der Höhe der Insertion der Tentakeln an dem kegelförmigen Fortsatze des Kopfes je ein napfförmiges, flimmerndes Organ.

Der Kopfteil selbst, der sich vom Rumpfe nicht absetzt, ist bemerkenswert durch das breite Schlundganglion oder Hirn und durch die beiden mächtigen, dem Kopfe zu beiden Seiten ansitzenden Borstencirren.

Das Hirn ist oval und trägt die beiden mit rotbraunem Pigment versehenen Augen. Durch die stark verbreiterten Enden der Schlundkommissuren des Bauchmarkes, die in das Gehirn münden, erscheint dieses nach hinten zu zweilappig.

Die großen Borstencirren bestehen aus je einer seitlichen kegelförmigen Ausstülpung der Leibeswand, deren jede je eine in einem säckchenförmigen Follikel entspringende, durch Muskulatur an der Leibeswand aufgehängte Borste trägt. Die Länge dieser Borste ist beinahe gleich der halben Körperlänge des Tieres. Die Borste ist bis an ihre äußerste Spitze von Epidermis überzogen, die nach vorn verdickt und mit zahlreichen Nervenzellen versehen ist.

Auf der Ventralseite folgt nun die Mundöffnung, die von dem Nervenring, der Gehirn und Bauchmark verbindet, umgeben ist. Durch diese Oeffnung kann der sehr stark muskulöse Oesophagus rüsselförmig vorgestreckt werden. Dieser Rüssel ist kurz und erscheint glockenförmig.

Die Parapodien sind Ausstülpungen der Leibeswand, die an ihrem Ende je zwei kegelförmige, mit einem breiten, fächerartigen Flossensaum umgebene Ruder tragen. Die Flossen zeigen auf ihren Flächen dendritische Verzweigungen und besitzen viele großkernige Zellen. Außerdem tragen die Flossen der ventralen Ruder aller Parapodien, mit Ausnahme deren von Parapod 1 und 2, ein eigentümliches, drüsenartiges Gebilde. Dieses besteht aus schlauchförmigen, zu einer kegelförmigen Rosette meridianartig angeordneten Schläuchen, die mit kleinen Körnern angefüllt zu sein scheinen. Am Pol dieser von den Drüsenschläuchen gebildeten Kugel sitzen die Oeffnungen der einzelnen Schläuche. Sehr häufig bemerkt man auch hier eine Ansammlung kleiner, gelbbrauner Körper, die das ausgetretene Sekret der Drüsen zu repräsentieren scheinen. Apstein hat diese Drüse und ihr bei den einzelnen Arten ver-

schiedenes Vorkommen als Hauptunterscheidungsmerkmal der Tomopteris-Arten erkannt. Für Tomopteris Kefersteini ist die im dorsalen Ruderaste des 4. Parapodiums auftretende Flossendrüse charakteristisch. — Von inneren Organen sind beim lebenden ebenso wie beim konservierten Tiere, auch ohne Färbung, außer Darm und Nervensystem die Organe der Fortpflanzung deutlich erkennbar. Vom 3. bis zum 9. Parapodium finden wir in jedem dorsalen Ruderaste eine längliche Drüse, die sich bis in den Basalteil des Parapodiums erstreckt. Diese Drüse ist als der Eierstock oder als der Hode aufzufassen, je nachdem wir ein männliches oder ein weibliches Tier vor uns haben.

Die reifen, bereits losgelösten Eier schwimmen frei in der Leibeshöhle herum, um schließlich nach erfolgter völliger Ausreifung durch die Genitalspalten ausgestoßen zu werden. Diese Oeffnungen, die nur dem Weibchen zukommen, liegen auf der Bauchseite des Tieres, und zwar an der Basis des 4. und 5. Parapodiums. Sie sind in 2 Paaren vorhanden und liegen so, daß ihre Längsachse in der Richtung der Längsachse der Parapodien, also senkrecht zur Körperachse des Tieres verläuft. Schon bei den jungen, noch nicht geschlechtsreifen Weibchen sind diese Spalten zu finden. Die männliche Genitalöffnung wurde bisher nur an der großen Helgoländer Form, und zwar von FULLARTON, beobachtet. Er fand bei dieser Form an den Parapodialanfängen des stark verjüngten Körperendes weitlumige, kugelige Blasen, die mit Spermatozoen erfüllt waren. Von diesen Blasen, die mit zwei Oeffnungen versehen waren, führte ein kurzer Kanal nach einer an einem Parapodialansatze vorhandenen Oeffnung und von da nach außen. Die andere Oeffnung dieser Samenblase stellte die Verbindung der Leibeshöhle mit dem Innern der Blase her. Sie ermöglichte den im Leibe herumschwimmenden Spermatozoen den Zugang zu diesem Samenbehälter. — Bei der schwanzlosen T. Kefersteini habe ich diese Samenblasen in den 3—4 letzten Körpersegmenten gefunden. Sie sind nur bei den völlig geschlechtsreifen Tieren zu sehen. Nur wenn sie mit Sperma angefüllt sind, zeigen sie sich dem Beobachter als große, kugelige Körper, die sich oft bis in die Körpermitte erstrecken. Sie liegen nicht innerhalb der Parapodien, sondern zwischen der Basis dieser und dem Darm, den sie mitunter zusammen- und beiseite drücken. Die Samenausführöffnung liegt an der Vorderseite der Basis der Parapodien.

Beschreibung der einzelnen Organsysteme.

Am deutlichsten erkennbar ist schon bei den lebenden Tieren der Verdauungstraktus. Dieses Organsystem ist von den Autoren bisher kaum erwähnt worden. Wir erfahren von ihnen nur, daß der muskulöse Pharynx vom Darme deutlich abgesetzt ist, und daß dieser vom Munde bis zum After geradlinig verläuft. Meine Beobachtungen haben das Folgende ergeben: Als glatter Schlauch erstreckt sich der Darm vom Schlunde bis zum After, vom zweiten bis zum letzten Parapodienpaar durch das Tier hin. Nach dem Körperende zu verjüngt er sich, während seine dem Schlunde ansitzende vordere Mündung durch einen muskulösen Ring zusammengeschnürt scheint.

Der Schlund oder Pharynx selbst ist becherförmig und schließt sich an den napfförmigen, ausstülpbaren Rüssel an. Eine Einschnürung setzt ihn deutlich vom Darme ab, von dem ihn auch die Verschiedenheit in der Struktur deutlich scheidet. Während der Darm aus einem einfachen Plasterepithel besteht, zeigt der Oesophagus eine außerordentlich kräftige Muskelstruktur (Fig. 8). Seine Hauptmasse wird von der starken Radiärmuskulatur gebildet, die innen und außen von einem starken Ringe von Ringmuskeln umgeben sind. Die Längsmuskulatur umgibt den Pharynx einschichtig wie ein Schlauch. Die Innenwand des Schlundes ist von einer Drüse ausgekleidet. Diese Drüse sondert augenscheinlich ein Sekret ab, das als Speichel beim Verschlucken der Nahrung eine Rolle spielt.

Auch der Darm (Fig. 9) ist mit Drüsenelementen reichlich ausgestattet. Zwischen den Epithelzellen, die seine Wandung bilden, sind zahlreiche große Drüsenzellen eingebettet. Bei der verhältnismäßig geringen Länge des ohne jede Windung oder Verästelung verlaufenden Darmrohres muß die Verdauung der Nahrungsstoffe sehr rasch verlaufen. Hierzu ist eine möglichst starke Absonderung von Verdauungssäften ein Haupterfordernis. Aus diesem Grunde findet man auch die Verdauungsdrüsen nicht in einem bestimmten Darmabschnitt zusammengelagert, sondern auf den ganzen Darm in seiner ganzen Länge verteilt. Die Drüsen sind einfach tubulös und meist stark mit Sekret angefüllt.

Von allen Organsystemen der Tomopteris erfreute sich der ventrale Nervenstrang mit dem ihm vorn ansitzenden Gehirn der größten Beachtung der Forscher. Der Verlauf und die Zusammensetzung dieses Zentralorganes wurde frühzeitig richtig erkannt und dargestellt. Im folgenden will ich eine zusammenfassende Be-

schreibung des gesamten Nervensystems geben und den Versuch machen, den Bau des Gehirns und des Stirnfühlers nach von mir studierten Querschnitten zu schildern.

Tomopteris besitzt ein typisches Annelidennervensystem. Auf der Bauchseite des Wurmes läuft in der Mittellinie des Körpers ein aus 2 parallelen Strängen bestehendes Zentralorgan, das sich in der Kopfregion spaltet und mit den hierbei gebildeten Kommissuren den Schlund ringförmig umgibt (Fig. 10). Dorsalwärts schwillt dieser Nervenring zu dem Gehirn genannten Ganglienzellhaufen an. Vom Bauchmarke aus gehen nach jedem Parapodium Nervenäste ab. Das Gehirn dagegen versorgt die ihm ansitzenden Augen und die übrigen am Kopfe sitzenden Sinnesorgane: den Stirnfühler und die Wimpergruben mit Nerven.

Der Bauchstrang besteht aus 2 parallelen Fasersträngen, denen an den Seiten, wie auch in der Mitte zwischen beiden die Ganglienzellen aufgelagert sind. In jedem Körpersegmente, d. h. jedesmal da, wo ein Parapodienpaar dem Körper ansitzt, sind die den Fasersträngen anliegenden Ganglienzellen so zusammengedrängt, daß sowohl außerhalb wie auch zwischen den Strängen Zellhaufen entstehen, die einen segmentalen Knoten des Bauchstranges bilden. Von diesen Knoten gehen nach beiden Seiten zu den Parapodien Nerven ab, die die Muskulatur dieser Bewegungsorgane versorgen. Von Wichtigkeit ist die von E. Meyer gefundene Tatsache, daß die großen Borstencirren von der ersten knotenartigen Anschwellung des Bauchstranges und nicht vom Gehirn aus mit Nerven versehen werden.

Die beiden Kommissuren, die Bauchstrang und Hirn miteinander verbinden, kommen so zu stande, daß die beiden Faserstränge, die in der ganzen Länge des Bauchmarkes aneinander liegen, sich unterhalb des Schlundes voneinander trennen und den Schlund ringförmig umgeben. Die seitlich den Strängen aufgelagerten Ganglienzellen machen diese Biegung mit. Der zwischen den Strängen liegende Ganglienzellstreifen teilt sich und bildet so den Belag der Innenseite des Schlundnervenringes. Auf der Dorsalseite gehen die beiden Kommissuren ganz in das Hirn über.

Das Hirn selbst ist von ovaler Gestalt und zeigt an der dem Hinterende zugekehrten Seite eine leichte Einkerbung, so daß es mitunter zweilappig erscheint. Querschnitte zeigen (Fig. 15 und 16), daß das Hirn aus demselben Stützgewebe besteht, aus dem die Faserstränge gebildet werden; diesem Gewebe sind die Ganglienzellen aufgelagert. Sie umgeben die zentral liegende

Stützsubstanz ringsum und sind besonders an der ventralen Seite angehäuft. Querschnitte, die in der Nähe der Insertion des Stirnfühlers geführt sind, zeigen überhaupt fast gar kein Stützgewebe mehr; man sieht hier fast nur Ganglienzellen. Die Augen liegen ziemlich tief. Sie haben sich in vertikaler Richtung bis ungefähr zur Körpermitte in das Gehirn eingesenkt. Wie die Fig. 7 deutlich zeigt, sind sie mit nur einer Linse versehen.

Die dem Stirnfühler zugekehrte Seite des Hirns weist, wie schon gesagt, mehr Nerven- als Stützelemente auf. Verfolgen wir nun auf Querschnitten (Fig. 1, 2, 3, 4), die durch die Basis des Fühlers und durch diesen selbst geführt sind, die Verteilung der Nervenelemente, so finden wir, daß bis in die feinsten Spitzen der Flügel des Fühlers Nervenzellen vorhanden sind. Die größten Anhäufungen dieser Ganglienzellen sind in der Mitte des Fühlers zu bemerken (Fig. 1). Man kann aus der Anordnung dieser Zellen auf den zweckmäßigen Bau des Fühlers selbst schließen.

Der Stirnfühler sitzt wagerecht am Kopfe und scheint in seiner Mitte mit diesem verwachsen zu sein. An der nach vorn gewandten Seite zeigt der Fühler eine Einbuchtung, in welcher eine papillenartige Hervorragung zu bemerken ist. Bei näherer Betrachtung kann man am Fühler 3 Teile unterscheiden: einen unpaaren, bei Seitenansicht rhomboidalen Basalteil und einen paarigen, diesem aufsitzenden Teil: die Spitzen der Fühler. Der erstgenannte Teil enthält die Nervenzweige, die, vom Gehirn ausgehend, sich in ihm kreuzen und dann in den Fühler büschelartig ausstrahlen. Die beiden anderen Teile des Fühlers enthalten starke Anhäufungen von Ganglienzellen.

Auf Querschnitten finden wir, daß die erwähnte Mittelpapille von den beiden Flügeln dorsal wie ventral durch tiefe Einschnitte abgesetzt (Fig. 1) ist. Die ventralen Furchen sind besonders tief. An der Stelle, an der die dorsalen und ventralen Einschnitte einander gegenüberliegend enden, sind namentlich dicht gedrängte Nervenzellhaufen zu bemerken, ebenso in dem der Mittelpapille ansitzenden Ende der Flügel. Wir können hieraus schließen, daß gerade die Papille und die sie begrenzenden Furchen die Hauptpunkte für Sinneswahrnehmungen durch den Fühler vorstellen. Bei lebenden Tieren habe ich stets die vordere Seite des Stirnfühlers und zwar am meisten in der Nähe der Mittelpapille mit Flimmern besetzt gefunden. Aus den folgenden, in der Nähe des Gehirns geführten Querschnitten ersieht man, daß die Furchen des Fühlers nicht bis an den Kopf des Tieres heranreichen. In der Gegend

der Fühlerwurzel werden sie allmählich seichter und verschwinden schließlich gänzlich.

Der Basalteil ist hohl (Fig. 3). In ihn erstreckt sich die Leibeshöhle. Die dorsal und ventral in der ganzen Länge des Tieres verlaufenden Längsmuskeln erstrecken sich bis in den Basalteil des Fühlers, und zwar bis an die Mittelpapille heran. Hierdurch wird eine Beweglichkeit des Fühlers nach der Rücken- wie nach der Bauchseite hin ermöglicht. Zahlreiche Quermuskeln, die in der oberen wie in der unteren Wölbung des Basalstückes vorhanden sind, ermöglichen seitliche Kontraktionen dieses Teiles. Von der Insertionsstelle dieser Quermuskeln entspringen auch die Muskeln, die nach der analwärts gerichteten Seite der beiden Fühlerflügel verlaufen und die Beweglichkeit dieser bedingen (Fig. 4). Der Stirnfühler besitzt demnach eine starke Bewegungsfähigkeit, die von den Autoren bisher gänzlich geleugnet wurde.

Ein anderes Sinnesorgan, das gleichfalls dem Kopfe ansitzt und sicherlich einen Vermittler für chemische Sinneswahrnehmungen vorstellt, sind die von Carpenter und Claparède als Wimperepauletten bezeichneten Flimmergruben. An dem zwischen dem Stirnfühler und dem großen Borstencirrus liegenden Teile der Kopfregion sitzt auf der Rückenseite des Tieres, rechts uud links je ein napfförmiges, stark flimmerndes Organ. Querschnitte (Fig. 5) zeigen, daß dieses Organ eine Bildung der äußeren Körperhaut vorstellt. Es erscheint als ein Epidermiswulst, der eine furchenähnliche Einsenkung besitzt. Zu beiden Seiten und am Grunde dieser Einsenkung sind Ganglienzellen in die Wand eingebettet.

Außer diesen Sinnesorganen wurde bisher der zweite, große Borstencirrus als Tastorgan aufgefaßt. Wie ich bereits nachgewiesen habe, besteht seine Hauptaufgabe in seiner Betätigung als statisches Werkzeug. Durch seine Ausrüstung mit zahlreichen Nervenelementen kann dieser lange, dünne Schwebeapparat aber sicherlich auch schwächere Druckschwankungen des Wassers dem nervösen Zentralorgane des Tieres übermitteln. Die lange, feine Borste dieses Cirrus ist in ihrer ganzen Länge von einer dünnen Schicht Körperhaut umkleidet. An der nach vorn gelegenen Seite der Borste ist eine Hautverdickung, ähnlich dem Flossensaume der Ruderparapodien, zu bemerken. In diesem schmalen Hautsaume liegen zahlreiche Nervenzellen, die nicht wie die Muskulatur des Borstencirrus mit dem ersten Ganglienknoten des Bauchmarkes, sondern mit dem Gehirn in Nervenverbindung stehen.

Durch diese Ausrüstung mit Nervenelementen wird die Ausnützung des Schwebeapparates zur gleichzeitigen Betätigung als Tastorgan erreicht.

Larvenformen.

Ueber die Entwickelungsgeschichte der Tomopteriden ist bisher noch sehr wenig bekannt. Der Grund hierfür liegt in der Schwierigkeit, das für entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen nötige Material zu erlangen. Nur sehr selten gelingt es, eine Tomopteridenlarve im Plankton zu erbeuten, und Versuche, die Entwickelung von Tomopteris in der Gefangenschaft zu beobachten, scheitern an der Unmöglichkeit, das Tier dauernd im Aquarium zu halten. Es sind bisher erst 9 junge Tomopteriden bekannt geworden, und unter diesen 9 Exemplaren sind nur 5 verschiedene Altersstadien. Jugendformen wurden beobachtet:

1858 von Leuckart und Pagenstecher (1 Exemplar),
1860 von Carpenter und Claparède (1 Exemplar),
1861 von Keferstein (1 Exemplar),
1878 von Vejdovsky (1 Exemplar),
1900 von Apstein (5 Exemplare).

Ich selbst besitze auch eine junge Tomopteris in einem noch ziemlich frühen Entwickelungsstadium. Dieses Exemplar verdanke ich der liebenswürdigen Bereitwilligkeit, mit der mir Herr Selys-Longchamps in Neapel von ihm gefischte Planktonproben aus Helgoland überließ.

Die jüngsten bisher beobachteten Jugendstadien von Tomopteriden hat Apstein im Materiale der Plankton-Expedition gefunden. Er beschreibt und zeichnet 5 Exemplare in verschiedenen Altersstufen.

Das jüngste Tier, das er ebenso wie 3 ältere Exemplare dem Fundorte nach zu T. helgolandica rechnen zu müssen glaubt, zeigt an dem mit Augen versehenen Kopfe rechts und links je einen gekrümmten Anhang, der auf einem parapodartigen Basalstücke zu sitzen scheint. Außerdem besitzt das Tier 3 Paar stummelförmige Parapodien, die „einfache Ausstülpungen der Körperwand repräsentieren". Das Hinterende scheint durch zwei in der Längsrichtung verlaufende Einschnitte in 3 Lappen, einen paarigen und einen unpaaren, gespalten. Apstein hat von diesem Exemplar nur eine Zeichnung, keine Beschreibung gegeben. An

einem schon weiter entwickelten Individuum fand Apstein außer den bereits erwähnten häkchenförmigen Anhängen 4 Paar entwickelte Parapodien. Das dem Kopfstücke nächstfolgende Parapodienpaar unterscheidet sich von den übrigen dadurch, daß der Fußstummel jedes Parapods nicht 2 mit Flossen versehene Ruder, sondern einen fadenförmigen Anhang und einen den Rudern der übrigen Parapodien ähnelnden kurzen dicken Fortsatz besitzt. Apstein beschreibt ihn: „Darauf folgt ein Anhang, der wie ein Parapod gebildet ist, aber statt der einen Flosse einen dünnen Fortsatz trägt. Letzterer wächst dann aber allein weiter und bildet die Borste, während der andere flossenartige Ast zurückbleibt."

Ein dem soeben genannten Stadium gleichalteriges Exemplar haben bereits Carpenter und Claparède im Jahre 1860 beschrieben und abgebildet. Auch die mir selbst vorliegende Jugendform befindet sich im selben Altersstadium (Fig. 11, 12). Die Gleichaltrigkeit dieser 3 Exemplare zeigt sich in dem Vorhandensein der bereits erwähnten Kopfanhänge und dem Besitz von 4 Paar entwickelter Parapodien.

Vergleichen wir die an diesen Exemplaren gemachten Beobachtungen, so ergeben sich folgende Einzelheiten über ihren anatomischen Bau. Der Kopf zeigt ein verhältnismäßig großes, zweilappiges Hirn, das 2 ziemlich weit auseinander stehende Augen trägt. Rechts und links vom Kopfe geht je einer der Kopfabhänge ab. Diese sind an ihrem basalen Ende mit großkernigen Zellen derart angefüllt, daß sie mit dem Hirn zusammenzuhängen scheinen (Fig. 12). Aus diesem Grunde hat wohl auch Apstein in seiner Zeichnung den linken Anhang nicht deutlich von dem linken Hirnlappen getrennt. Im rechten Anhang läßt er die Lücke zwischen den großkernigen Zellen dieses und des Hirnes erkennen und ebenso hat er die dem Anhange eingelagerte Borste eingezeichnet. Diese Borste haben auch Carpenter und Claparède erkannt und dargestellt. Nach ihrer Zeichnung entspringt die Borste ganz in der Nähe des Gehirns, während sie bei Apsteins Exemplar wie bei dem meinigen erst in der Mitte des dicken Basalteiles des Anhanges ihren Ursprung hat. Außerdem beschreiben und zeichnen die genannten Autoren eine Einschnürung, die den Basalteil des Anhanges von der freiverlaufenden Spitze trennen soll, die ich aber in Apsteins Zeichnung ebenso wie bei dem von mir beobachteten Tiere vermisse. Carpenter und Claparède schreiben darüber: „The setigerous portion of the first

antennae is separated from the basal by a constriction which suggests the idea of an articulation."

Bei dem mir vorliegenden Stücke sitzt die Borste in einem säckchenförmigen Follikel, der den weiten basalen Teil des Anhanges fast ganz ausfüllt. Die Borste selbst verläuft bis an die Spitze des Anhanges, ohne jedoch durchzubrechen. Den zwischen den beiden Kopfanhängen liegenden Teil des Kopfes zeichnen Carpenter und Claparède paarig vorgewölbt, gewissermaßen wie 2 Stirnwülste. Auch Apstein zeichnet eine Vorwölbung, die nach dem von ihm gegebenen Bilde von einem Teile der rechten Hirnhälfte ausgefüllt wird. An meinem Exemplare fand ich diese Vorwölbung gleichfalls und zwar paarig. Bei genauerem Hinsehen bemerkte ich aber, daß hier nicht nur eine einfache Vorwölbung vorliegt, sondern daß hier bereits deutlich differenziert die Anlage zu den späteren Stirnfühlern der Tomopteris gegeben ist. Zwei deutlich abgesetzte, spitz endende Lappen, die in der Mitte der Stirn zwischen den beiden Hirnhälften entspringen, lassen schon klar ihre spätere Bestimmung als Stirnfühler erkennen (Fig. 12). Sie sind von Ganglienzellen erfüllt, und dieser Umstand wie die Tatsache, daß sie dem Kopfe ganz dicht anliegen, lassen es erklärlich finden, daß sie bisher von den Autoren übersehen worden sind.

Auf den Kopf folgt das erste Parapodienpaar, das sich später zu den großen Borstencirren entwickelt. Es sitzt bei diesem Jugendstadium noch hinter dem Kopfe, ungefähr in der durch die Mundöffnung charakterisierten Region. Von den übrigen Parapodien unterscheidet es sich schon durch den kräftiger entwickelten Basalteil. Carpenter wie Apstein lassen dies zwar in der Zeichnung nicht erkennen, an meinem Exemplar ist aber die kräftigere Entwickelung wohl zu bemerken.

Während sich die übrigen Parapodien in zwei mit einem Flossensaum versehene äußerlich gleichwertige kegelförmige Fortsätze spalten, zeigen sich die beiden Enden des ersten Parapods deutlich voneinander unterschieden. Der eine kürzere dorsal gelegene Fortsatz ist den Rudern der anderen Gliedmaßen ganz ähnlich; er trägt jedoch keinen Flossensaum. Der andere Fortsatz ist etwas länger und verläuft fadenförmig. Carpenter, nach dessen Zeichnung dieser letztere Anhang dorsal liegen müßte, hat ihn mit einer eingelagerten Borste dargestellt, die Apstein in seiner Zeichnung nicht gibt. Doch schreibt Apstein: „Darauf (auf das erste Fühlercirrenpaar) folgt ein Anhang, der wie ein

Parapod gebildet ist, aber statt der einen Flosse einen dünnen Anhang trägt. Letzterer wächst dann aber allein weiter und bildet die Borste, während der andere flossenartige Ast zurückbleibt.“ Die dem fadenförmigen Anhange eingelagerte Borste habe ich bei dem jungen Tiere deutlich gesehen und gefunden, daß sie ebenso wie die in den Kopfanhängen liegende Borste aus einer großen Borstendrüse, die den verbreiterten basalen Teil dieses umgebildeten Ruderastes fast ganz ausfüllt, hervorgeht und bis an das Ende des fadenförmigen Fortsatzes verläuft, ohne jedoch an der Spitze durchzubrechen. Die übrigen Parapodien tragen an ihren kegelförmigen Ruderästen deutlich erkennbare Flossensäume, die Carpenter und Claparède wie auch Apstein zwar nicht gezeichnet, aber sicherlich wohl gesehen haben.

In den Ruderästen finde ich Anhäufungen großer Zellen, die wohl als die Anlagen der späteren Geschlechtsdrüsen zu deuten sind. Das Hinterende zeigt bei allen 3 Exemplaren einen paarigen Fortsatz.

Carpenter und Claparède, die das jugendliche Stadium lebend beobachteten, haben an den Parapodien Flimmerung wahrgenommen, was aus ihrer Abbildung deutlich hervorgeht.

Von anatomischen Einzelheiten gibt Apstein einiges über den Darmtraktus. Der Pharynx, der sich zwischen den beiden ersten Parapodienpaaren erstreckt, besteht nach Apsteins Zeichnung aus langen, prismatischen Zellen, deren Kerne in der Mitte der gestreckten Zellen liegen. Das Darmepithel wird durch Zellen gebildet, die auf den Wurmquerschnitten annähernd quadratisch erscheinen.

Nach meinen Beobachtungen ist die Mundöffnung schlitzförmig. An sie schließt sich der stark muskulöse Pharynx, der an seinem vorderen Ende von einer großen Drüse umkleidet wird. Die Kerne der langgestreckten Zellen der Pharynxwandung liegen an dem nach außen gerichteten Ende des Zellleibes.

Der Pharynx ist deutlich gegen den Darm abgesetzt. An der Uebergangsstelle beider zeigt sich ein Ring, der durch eine großzellige Drüsenmasse gebildet wird (Fig. 12).

Die an diesen Jugendstadien gemachten Beobachtungen zeigen uns also, daß sich die großen Borstencirren aus einer Parapodialanlage entwickeln. Eine Körperausstülpung, die sich an ihrem Ende in zwei Höcker spaltet, kommt bei den Borstencirren wie bei den Ruderparapodien zuerst zur Ausbildung. Während jedoch bei diesen die beiden Höcker des Parapodiums sich weiterhin

gleichwertig entwickeln, bleibt bei jenen der eine dorsal gelegene Ast in seiner Entwickelung zurück, um schließlich beinahe ganz zu verschwinden (Fig. 6 u. 7).

Der andere ventrale Höcker übertrifft aber die ihm entsprechenden Ruderfortsätze der übrigen Parapodien bald beträchtlich an Länge und bildet sich allmählich zu dem schlanken Borstencirrus um. — Das erste Borstencirrenpaar wird aus zwei Ausstülpungen der Körperwand, und zwar vorn am Kopfe, gebildet. Es wird viel früher angelegt als das zweite Paar und überragt deshalb dieses geraume Zeit durch seine Länge.

Den Stirnfühler aber möchte ich nach meinen Beobachtungen als einen ursprünglich dem Hirn zugehörigen Ganglienzellhaufen ansehen. Durch eine auf beiden Seiten eintretende Einsenkung der Körperwand werden zunächst die beiden Hörner vom Gehirn losgetrennt, und dann wird durch weiteres Wachstum in der Richtung der Körperachse der losgetrennte Teil nach vorn geschoben. Der Teil der Körperwandung, der bei der auf beiden Seiten eintretenden Einschnürung verschont geblieben war, wird dadurch zum Basalteil des Fühlers, der selbst hohl ist und nur die Verbindungsnerven zwischen Hirn und Fühlerganglien umschließt.

Die übrigen in der Literatur bekannten Tomopteris-Larven sind bereits so weit in der Entwickelung fortgeschritten, daß sie sich von den ausgewachsenen, geschlechtsreifen Tieren nur durch ihre geringere Größe und den Mangel an Geschlechtsprodukten unterscheiden. Der Vollständigkeit halber will ich sie hier aufzählen.

Von einem in der Entwickelung bereits fortgeschritteneren Tiere gibt Apstein eine Zeichnung des Kopfes. Wie viel entwickelte Parapodien dieses Exemplar, das zu T. Mariana Greeff gehört, aufweist, ist nicht ersichtlich. Der Stirnfühler ist bei ihm schon ziemlich entwickelt. Der erste Borstencirrus ist noch verhältnismäßig mächtig, der zweite ist schon bedeutend gewachsen und bereits länger als der erste. Bemerkenswert ist, daß der Zwillingsast des zweiten Borstencirrus noch als dorsal gelegener Höcker der Basis des Borstencirrus ansitzt.

Noch weiter entwickelt sind 3 gleichalterige Individuen, die von Leuckart und Pagenstecher, Keferstein und von Apstein beschrieben wurden. Leuckart und Pagenstecher fanden bei Helgoland eine kleine Tomopteris, die außer den Stirnfühlern noch 4 beinahe gleichlange Borstencirren besaß. Da diesen beiden Autoren der erste kleine Borstencirrus der T. helgolandica bisher

entgangen war, glaubten sie, eine neue Art T. quadricornis gefunden zu haben. Carpenter wies schon mit Recht darauf hin, daß hier wohl keine neue Art, sondern nur eine Jugendform vorliege. Dies ist in der Tat der Fall. Das erst mit 6 Paar Parapodien versehene Tier ist noch nicht geschlechtsreif. Die Stirnfühler sind schon völlig ausgebildet, aber der erste und der zweite Borstencirrus sind in der Größe noch nicht sehr voneinander verschieden.

Apstein gibt gleichfalls ein Bild einer Tomopteris, die erst 6 Paar Parapodien besitzt. Diese unterscheidet sich von der T. quadricornis Leuckarts und Pagenstechers dadurch, daß der zweite Borstencirrus bereits doppelt so lang wie der erste ist. Aber auch bei diesem Exemplar überragt der erste Borstencirrus die Stirnfühler bedeutend an Länge.

Das von Keferstein in Messina beobachtete junge Tier scheint ein Exemplar von T. Kefersteini Greeff zu sein und zeigt schon vollkommen die Organisation der ausgewachsenen Tiere dieser kleinen Art.

An der jungen Tomopteris vitrina Vejdovskys ist die geringe Parapodienzahl auffällig. Der Ausbildung der Kopfanhänge entsprechend müßte sich eigentlich bereits eine größere Anzahl von Fußstummeln entwickelt haben.

Biologisches.

In den Monaten November, Dezember, Januar war T. Kefersteini verhältnismäßig selten im Neapler Plankton. In der Nähe der Küste war sie fast gar nicht zu finden. Um einige Exemplare zu erhalten, mußte man wenigstens eine Stunde weit auf das Meer hinausfahren, und dann konnte man sie auch erst in einer Tiefe von ca. 150 m finden. Vereinzelt und sehr selten kamen Tomopteriden an die Oberfläche. Alle von mir im Oberflächenplankton gefundenen Exemplare waren noch jung und noch nicht geschlechtsreif. Ständiger Nordwind war dem Tomopteridenfang sehr ungünstig; dagegen wurden die Fänge nach jedem Scirocco besser. Im Monat Februar traten die Tomopteriden in größerer Anzahl auf: in einer Tiefe von 150—200 m wurden dann durch jeden Planktonzug zahlreiche Exemplare gefangen. Ende Februar und Anfang März konnte ich während eines Aufenthaltes in Messina im dortigen Hafen das massenhafte Vorkommen von T. Kefersteini beobachten.

Man brauchte gar nicht tief zu fischen. Ein jeder Planktonzug an der Oberfläche zeigte, daß unter der reichen pelagischen Beute auch T. Kefersteini in großen Mengen vorkam. — Weder in Neapel noch in Messina fand ich T. euchaeta oder T. scolopendra im Plankton. Nach Chun kommen diese beiden Arten nur in größeren Tiefen vor, und da es mir nicht möglich war, Tiefenplanktonproben zu erhalten, konnte ich meine Beobachtungen nur auf T. Kefersteini beschränken.

Diese Art halte ich nach meinen Beobachtungen für ein zonar vorkommendes, pelagisches Tier. Sie ist am häufigsten in Tiefen von 150—200 m zu finden. Ihr Auftreten an der Oberfläche im Hafen von Messina ist durch die Einwirkung der durch die dort vorhandenen Strudel verursachten Meeresströmungen zu erklären. — Die ersten Beobachtungen über lebende Tomopteriden finden wir in Ph. H. Gosses „A Naturalist's rambles on the Devonshire coast". Gosse schreibt über seine Johnstonella: „Three specimens of the Johnstonella have come into my possession; all of which were dipped from the surface of the sea of the harbour of Ilfracombe, about the end of August. In a glass jar their motions were excessively vivacious; they swam with great swiftness by the rapid vibration of the lateral fins; so incessantly, that it was the utmost difficulty I could examine them with the microscope. They darted through the water in all directions across and around the jar; and when they rested, their translucency rendered them almost invisible. They soon died in captivity; I think I did not keep one of them longer than the second day."

Das Verhalten der in einem Glase gehaltenen Tomopteriden fand ich so, wie es Gosse beschreibt. Aeußerst lebhaft schwammen sie herum: auf und nieder. Nur von Zeit zu Zeit ließen sie ihre Ruderflossen ruhen und schwebten dann kurze Zeit, langsam von ihren Borstencirren getragen, im Wasser.

Die Durchsichtigkeit ihres Körpers erschwerte mir das Aussuchen der Tomopteriden aus dem Plankton. Ihre Vorliebe für das Licht kam mir jedoch beim Fangen zu Hilfe. Schüttet man nämlich die Planktonprobe in eine flache Schale, so schwimmen die Tomopteriden nach der dem Lichte zugekehrten Seite der Schale und lassen sich dort leicht mit der Pipette herausheben.

Die Lebensdauer der Tomopteris in Gefangenschaft ist nur sehr kurz. Gosse schreibt, daß die Tiere höchstens 2 Tage am Leben blieben. Auch mir gelang es zunächst nicht, sie länger am Leben zu erhalten. Sie scheinen ein ziemlich starkes Sauerstoff-

bedürfnis zu haben und gegen starke Strömungen sehr empfindlich zu sein. Trotzdem ich die verschiedensten Durchlüftungsapparate anwandte, konnte ich die Tiere nicht länger als 48 Stunden lebend erhalten. Schon nach Verlauf eines Tages traten Anzeichen des allmählichen Absterbens auf. Ihre Bewegungen wurden immer langsamer. Ein Tier nach dem anderen verlor die Schwebefähigkeit, sank zu Boden und bewegte sich dort langsam fort, bis es allmählich seine Transparenz einbüßte und völlig abstarb. Nach verschiedenen, mißglückten Versuchen, einen Behälter zu bauen, der den Tomopteriden günstigere Lebensbedingungen bot, gelang es mir endlich, einige Exemplare in folgender Weise 9 Tage lang lebend aufzubewahren: In ein großes Becherglas *B* von ca. 2 Liter Inhalt hing ich einen an dem unteren Ende mit Müllergaze verschlossenen Gaslampencylinder *C*, so daß der obere Rand von *C* höher als der Rand von *B* lag. Das Wasserzuleitungsrohr und das Rohr des Durchlüftungsapparates wurde dann in *B* geleitet, und die Tomopteriden wurden in *C* untergebracht. Dieser Apparat ermöglichte eine genügende Durchlüftung unter Vermeidung jeglicher Wirbelströmung.

Die Fortbewegung der Tomopteriden habe ich bereits im systematischen Teile dieser Arbeit behandelt. Es wäre hier nur noch einiges über den Gebrauch ihrer Ruderparapodien zu sagen. Die Bewegung der Tomopteriden kommt durch unausgesetztes Schlagen der Ruder zu stande. Der Ruderschlag erfolgt nicht gleichzeitig mit den beiden Parapodien jedes Paares, sondern abwechselnd rechts und links, so daß bei einem Ruderschlag des ersten rechten Parapods das erste linke pausiert und dafür das zweite linke mitschlägt. Darauf schlägt das erste linke und das zweite rechte Parapod zu gleicher Zeit, und die übrigen Ruderfüße schlagen in gleicher Weise abwechselnd, so daß die Bewegung jeder einzelnen Parapodienreihe einer Wellenbewegung ähnelt.

Die Steuerung und die Regelung des Gleichgewichtes besorgen die Borstencirren. Gleich einer Balancierstange regulieren sie die Bewegungen des schwebenden Körpers und halten das Tier, auch wenn sich die Ruderparapodien kurze Zeit in Ruhe befinden, in der Schwebe.

Beraubt man eine Tomopteris eines oder beider Borstencirren, so sinkt sie bald an den Boden des Glasbehälters, in dem sie zur Beobachtung gehalten wird. Selbst die lebhaftesten Ruderbewegungen vermögen sie nicht von der Stelle zu bringen, und spätestens nach Verlauf eines Tages stirbt sie ab.

Von der Nahrung der Tomopteriden wird von den Forschern allgemein angenommen, daß sie pflanzlicher Natur sei. Bei den meisten der von mir studierten Exemplare fand ich den Darm leer. Was ich ja an Nahrungsresten vorfand, war bis auf einen Fall bereits so zersetzt und verdaut, daß ich seinen Ursprung nicht mehr festzustellen vermochte. Nur einmal konnte ich den Darminhalt deutlich erkennen. Ein aus Messina stammendes Exemplar von T. Kefersteini barg in seinem Verdauungstraktus das Kopfskelett einer kleinen Sagitta und den Tentakel einer Meduse. Ich halte es aber nicht für möglich, daß eine Tomopteris mit ihren zum Rauben viel zu schlecht ausgebildeten Mundwerkzeugen eine so wohl bewehrte Sagitta und eine so bewegliche Meduse bewältigen könnte. Auf welche Weise diese animalischen Reste in den Darm der Tomopteris gelangt sein mögen, vermag ich mir nicht zu erklären. Um das Verhalten des Wurmes anderen kleineren Organismen gegenüber zu beobachten, brachte ich Tomopteris mit den verschiedensten Planktontieren zusammen und beobachtete sie unter dem Mikroskop. Ich habe jedoch nie gesehen, daß sie ein anderes Tier verschluckt hätte, und nie habe ich im Darm einer lebenden Tomopteris ein Tier gefunden.

Ich nahm nun an, daß ich in Tomopteris einen Detritusfresser vor mir hätte. Ich verrieb Fleisch einer Sardine fein in Seewasser und setzte diesen Brei dem Behälter, in dem ich meine Tiere beobachtete, zu. Aber weder dieses noch fein zerteiltes Krebsfleisch wurden aufgenommen.

Fütterungsversuche mit pflanzlicher Nahrung hatten etwas mehr Erfolg. Kleine Algen aus dem Plankton wurden öfter in den Oesophagus aufgenommen, aber nach kurzer Zeit unter krampfhaften Kontraktionen der Schlundmuskulatur wieder ausgespieen. Den Grund für das Fehlschlagen meiner Fütterungsversuche glaube ich in den ungünstigen Lebensverhältnissen suchen zu müssen, die den Tieren in der Gefangenschaft geboten werden. Der Aufenthalt in zu kleinen Behältern, die nicht genügend mit frischem Wasser und frischer Luft versehen werden können, wirkt sicher auf den Stoffwechsel des Tieres so ungünstig ein, daß dieses meist schon zu sehr geschwächt und zur Nahrungsaufnahme unfähig ist. Eine andere merkwürdige Erscheinung, die ich an Tomopteriden, die schon einige Tage im Aquarium gehalten wurden, beobachtete, möchte ich gleichfalls auf den ungünstigen Einfluß zurückführen, den die Gefangenschaft auf den Stoffwechsel ausübt.

Die Tiere wurden, wie schon gesagt, in der Gefangenschaft

matter und matter, und selbst die in dem beschriebenen Behälter gehaltenen Tiere sanken schließlich matt auf den Boden des Gefäßes. Betrachtete man sie nun genauer, so fand man, daß sie meist einen oder gar beide ihrer langen Borstencirren eingebüßt oder doch wenigstens beschädigt hatten. Die Parapodien eines solchen matten Tieres waren fast stets in ein filziges Gewebe feiner Fäden verwickelt, die auch die langen Borstencirren umschlungen hatten. Bei dem Versuch des Tieres, diese frei zu bekommen, wurden die Cirren arg beschädigt, zerbrochen oder der sie umkleidenden Epidermis beraubt.

Dieses verhängnisvolle Geflecht, durch das die ohnehin in Gefangenschaft so kurzlebigen Tiere gelähmt und schließlich getötet werden, kann nur als ein aus den Flossendrüsen hervorgegangenes Sekret aufzufassen sein. Dadurch daß, wie bereits gesagt, den Tieren in der Gefangenschaft für die natürlichen Lebensbedingungen nur sehr unvollkommener Ersatz geschafft werden kann, wird ihre Stoffwechseltätigkeit sehr leiden und infolgedessen auch die Tätigkeit der Drüsen sehr von der Norm abweichen. Die Sekrete werden augenscheinlich krankhaft verändert und erhalten diese spinnfadenähnliche, zäh-feste Gestalt.

Literaturverzeichnis.

1) Allman, On some recent results with the towing net on the south-coast of Ireland. Nature, 1873, Vol. IX, No. 213.
2) Apstein, Vorbericht über die Alciopideu und Tomopteriden der Plankton-Expedition. Ergebn. d. Pl.-Exp., Bd. I, Reisebericht.
3) — Die Alciopiden und Tomopteriden der Plankton-Expedition. Ergebn. d. Pl.-Exp., Bd. II, Heft 6, 1900.
4) Busch, Einiges über Tomopteris onisciformis. Arch. f. Anat. u. Phys., 1847.
5) Carpenter, On Tomopteris onisciformis. Transact. Linnean Society London, 1859, Vol. XXII.
6) Carpenter and Claparède, Further researches on Tomopteris onisciformis. Transact. Linnean Society London, 1860, Vol. XXIII.
7) Chun, Die pelagische Tierwelt in größeren Meerestiefen und ihre Beziehung zu der Oberflächenfauna. Bibl. zoologica, Cassel 1887, Heft 1.
8) Claparède, Les Annélides chétopodes du Golfe de Naples, 1868, Suppl. 70.
9) Ehlers, Die Borstenwürmer, 1874.
10) Eschscholz, Bericht über die zoologische Ausbeute während der Reise von Kronstadt bis St. Peter und Paul. Okens Isis, 1825, Heft 6.
11) Fullarton, On the generative organs and products of Tomopteris onisciformis. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. VIII, Heft 4, 1895.
12) Gosse, A Naturalist's rambles on the Devonshire coast.
13) — Marine Zoology.
14) Greeff, Ueber die pelag. Fauna an den Küsten der Guinea-Inseln. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. XLII, 1885.
15) — Ueber pelag. Anneliden von der Küste der Canarischen Inseln. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. XXXII, 1879.
16) Grube, Familie der Anneliden. Arch. f. Naturgeschichte, Jahrgang 16, 1851.
17) — Einige Bemerkungen über Tomopteris und die Stellung dieser Gruppe. Arch. f. Anat., Phys. etc., 1848.
18) Keferstein, Einige Bemerkungen über Tomopteris. Arch. f. Anat., Phys. etc., 1861.

19) Leuckart und Pagenstecher, Untersuchungen über niedere Seetiere. Arch. f. Anat., Phys. etc., 1858.
20) Lo Bianco, Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sexuale degli animali del golfo di Napoli. Mitteil. Zool. Station, Neapel, 1888, Bd. VIII.
21) Meyer, Ueber die morphologische Bedeutung der borstentragenden Fühlercirren von Tomopteris. Biol. Centralbl., Bd. X, 1890.
22) Möbius, Vermes der Nordseefahrt. 2. Bericht der Kieler Kommission, Berlin 1875.
23) Prince, On the ova of Tomopteris onisciformis. Report 57. Meet. Brit. Ass. Adv. Sc.
24) — On a ciliated organ probably sensory in Tomopteris onisciformis. Report 57. Meet. Brit. Ass. Adv. Soc.
25) Quatrefages, Histoire naturelle des Annelés marins et d'eau douce. Annal. des Sc. nat., Sér. 3, Tome 13, 1850.
26) Quoy et Gaimard, Observations zoologiques faites à bord de l'Astrolabe, en mai 1826, dans le détroit de Gibraltar. Annal. des Sc. nat., Tome 10, 1827.
27) — — Zoologie, in Dumont d'Urville: Voyage de découvertes de l'Astrolabe 1826—29, T. II, 1832.
28) Stossich, Bollettino d. Soc. adr. di Sc. nat. di Trieste, Vol. VII, 1882.
(29) Steenstrup, Af Slaegten Tomopteris. Videnskabelige Meddelelser fra den naturhistoriske Forening i Kjöbenhavn for Aarene 1849 og 50.
30) Vejdovsky, Beiträge zur Kenntnis der Tomopteriden. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. XXXI, 1878.
31) Verrill, Results of the explorations made by the steamer Albatross on the northern coast of the United States in 1883. U. S. Comm. Fisheries Report, Part 11.
32) Wright, Note on Tomopteris onisciformis. Report 30. Meet. Brit. Assoc. Adv. Sc., 1860—61.

Tafelerklärung.

Tafel XVIII.

Fig. 1. Querschnitt durch den vorderen Teil des Stirnfühlers einer Tomopteris Kefersteini Greeff. *C* Cuticula, *St* Stützgewebe, *G* Ganglienzellen, *F* ventrale Furchen.

Fig. 2. Ein anderer Querschnitt durch den Stirnfühler desselben Tieres. Der Schnitt stammt aus der dem Rumpfe näher liegenden Region.

Fig. 3 u. 4. Dieser Schnitt zeigt ungefähr die Basis des Fühlers. *lm* dorsale Längsmuskeln, lm_1 ventrale Längsmuskeln, *Qum* Quermuskeln, *G* Ganglienzellen, *C* Cuticula.

Fig. 5. Querschnitt durch den Kopfteil einer T. Kefersteini Greeff, aus der Gegend der Flimmergruben. *lm* dorsale Längsmuskeln, lm_1 ventrale Längsmuskeln, *Fl* Flimmergruben, *G* Ganglienzellen, Bc_2 die großen Borstencirren, *B* Borste, *Bm* Borstenmuskulatur, *C* Cuticula.

Fig. 6. Ein anderer Schnitt durch den Kopf von T. Kefersteini, ein Teil des Hirnes ist mitgetroffen. *B* Borste, *Bm* Borstenmuskulatur, lm_1 ventrale Längsmuskeln, *H* Gehirn, *R* Rudiment des dorsalen Astes des großen Borstencirrus.

Fig. 7. Schnitt durch den Kopf von T. Kefersteini. Das Hirn ist in der Augengegend getroffen. *Bm* Borstenmuskulatur, *Fo* Borstenfollikel, *R* Rudiment des dorsalen Astes des großen Borstencirrus, lm_1 ventrale Längsmuskeln, *St* Stützgewebe des Gehirns, *G* Ganglienzellen, *A* Auge, *L* Linse, *P* Pigment.

Fig. 8. Querschnitt durch den Oesophagus einer Tomopteris Kefersteini. *äRm* äußere Ringmuskeln, *iRm* innere Ringmuskeln, *Radm* Radiärmuskeln, *Spdr* Speicheldrüse an der inneren Oesophaguswand, *Dr* Drüse.

Fig. 9. Querschnitt durch die Mitte des Körpers einer T. Kefersteini. *lm* dorsale Längsmuskeln, lm_1 ventrale Längsmuskeln, *Qm* Quermuskeln, *St* Stützgewebe des Bauchmarkes, *G* Ganglienzellen, *Ov* Ovarien, *E* losgelöste Eizelle, *Dr* Drüse der Darmwandung.

Fig. 10. Kopfregion einer T. Kefersteini, von der Ventralseite aus gesehen. *Fü* Stirnfühler, Bc_1 erster (kleiner) Borstencirrus, Bc_2 zweiter (großer) Borstencirrus, *Schl* Schlund, *D* Darm, *Bstr* Bauchnervenstrang, *Pn* Nervenzweig, der nach dem Parapodium abgeht, *Comm* Schlundkommissur.

Fig. 11. Jugendform von T. helgolandica.

Fig. 12. Kopf desselben Tieres. *Fü* Stirnfühler, Bc_1 erster Borstencirrus, Bc_2 zweiter Borstencirrus, *R* dorsaler Ast des zweiten Borstencirrus, *A* Auge, *B* Borste, *Schl* Schlund, *Schldr* innere Schlunddrüse, *Dr* äußere Schlunddrüse.


1.
G
St
C
F
2.
G
St
C
3.
lm
qum
qum
lm_1
G
9.
Ov
4.
G
C
qum
10
5.
Fl
lm
Fl
Bm
Comm
Bc_2
lm_1
G
Bc_2
c
B



cher, Jena. Lith. Anst. v. J. Arndt, Jena.



M. Schwartz. gez. Verlag v. Gustav Fischer, Jena. Lith. Anst. v. J. Arndt, Jena.

Zur Anatomie und Histologie des Herzens und der Hauptarterien der Diotocardier.

Von

Jean Spillmann aus Steckborn.

Hierzu Tafel XIX—XXI und 2 Figuren im Text.

I. Bemerkungen über Material und Technik.

In den Bereich meiner histologischen Untersuchungen des Herzens und der Hauptarterien der Diotocardier fallen Vertreter der Rhipidoglossen und solche der Docoglossen.

A. Rhipidoglossen:

Fissurellidae:	Fissurella costaria DESH.,
	„ nigrita SOWERBY.
Haliotidae:	Haliotis tuberculata LINNÉ,
	„ iris MART. (GM.).
Trochidae:	Trochus cinerarius LINNÉ,
	„ sisyphinus LINNÉ.
Turbinidae:	Turbo rugosus LINNÉ.
Neritidae:	Neritina viridis LINNÉ.

B. Docoglossen:

Patellidae:	Patella vulgata LINNÉ,
	„ radians GMEL.
Acmaeidae:	Acmaea virginea MÜLL.,
	„ fragilis CHEMNITZ.

Ich sage an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. LANG, meinen verbindlichsten Dank für Ueberlassung des wertvollen Materials aus Neuseeland sowohl, als auch für das lebende Material, das er mir jeweils aus Neapel kommen ließ. Ferner danke ich Herrn Dr. FLEURE, der mir Haliotidae und Trochidae aus Gersay sandte, ebenso Herrn FUCHS, der mir aus Roskoff eine große Zahl lebender Trochiden schickte. Viel Dank schulde ich Herrn Dr. LO BIANCO, der mir während meines Aufenthaltes an der Zoologischen Station in Neapel für so reichliches

Material sorgte, das ich in der glücklichen Lage war, bei meiner Abreise eine große Zahl von Trochiden, Turbiniden, Fissurelliden und Patelliden nach Zürich mitzunehmen.

Die Fixierung der meisten Tiere geschah mit wässeriger oder alkoholischer Sublimatlösung. Für spezifisch histologische Untersuchungen der Herzmuskulatur kam aber auch FLEMMINGsche Lösung und Osmiumsäure mit gutem Erfolg in Anwendung. Pikrin-Essigsäure (konzentrierte Pikrinsäure und konzentrierte Essigsäure zu gleichen Teilen) verwendete ich speziell zur Fixierung der linken Niere und der sogen. rudimentären Kieme der Turbiniden mit gutem Erfolg.

Anfänglich zeigten sich große Schwierigkeiten beim Schneiden der Tiere, da die Tiere bei der Paraffineinbettung äußerst brüchig wurden. Diese Hindernisse verschwanden, als ich statt Xylol Cedernholzöl als Vormedium verwendete.

Anfänglich klebte ich die Schnitte mit Eiweiß-Glycerin auf, doch verließ ich diese Methode, als ich einsah, daß diese Prozedur unnötig sei. Ich klebte die Schnitte in lauem Wasser auf reine Objektträger auf, und nachdem sie 2 Tage getrocknet worden, überstrich ich sie ohne vorheriges Anschmelzen der Schnitte mit einer dünnen Schicht Kollodium.

Für die histologischen Untersuchungen kam nur das Schnittfärben in Betracht. Als besten Farbstoff fand ich das Eisenhämatoxylin. Ich hielt mich bei der Behandlung der Schnitte mit diesem Farbstoff streng an die Vorschriften von HEIDENHAIN. Aber auch andere Farbstoffe, wie BÖHMERsches und DELAFIELDsches Hämatoxylin, kamen zur Anwendung. Saffranin verwendete ich zur Schnittfärbung der Pericardialdrüsen, um allfällige Kernteilungen festzustellen.

II. Der Kreislauf der Prosobranchier.

Bei den Rhipidoglossen finden wir entsprechend den Ctenidien auch 2 abführende Kiemengefäße und 2 Vorhöfe. Bei den Docoglossen ist nur eine Kieme und ein Vorhof vorhanden. Das Herz und die Vorhöfe der Diotocardier sind von einem, im allgemeinen dünnwandigen Pericard umgeben, das innen vom Pericardepithel vollständig ausgekleidet ist. Das Pericard wird jetzt wohl allgemein als Abschnitt der sekundären Leibeshöhle betrachtet. (Weiteres in LANG, 1903.) Seine Lage zu den es umgebenden

Organen erlitt bei dem Vorgang der Torsion keine Veränderung. Bei allen Diotocardiern liegt das Pericard dorsal, so daß es beim Entfernen der Schale am lebenden Tier als bläulich schimmernde Haut erscheint. Bei den Rhipidoglossa zygobranchia liegt das Pericard ungefähr in der Richtung der Medianachse des Tieres und stößt hinten und zum großen Teil auf der ventralen Seite an die rechte Niere. Ferner legt es sich ventral an die Muskulatur der Aorta an, während die Pericardmuskulatur nach vorn in diejenige des Enddarmes übergeht und gegen die Mantelhöhle von der Hypobranchialdrüse überzogen wird.

Das Pericard steht bei den Rhipidoglossa azygobranchia beinahe senkrecht zur Medianebene des Tieres (Trochidae, Turbinidae) und ist nach dem Entfernen der Schalen an seiner Farbe und Struktur leicht von der rechten Niere zu unterscheiden. Vorn wird es von einer stark ausgebildeten Niere (Papillargang) begrenzt. Das Pericard steht sowohl bei den Rhipidoglossa azygobranchia als auch bei den Rhipidoglossa zygobranchia mit den Nieren in Verbindung, jedoch scheinen die Verbindungsstücke je nach der Species und dem Alter der Individuen stärker oder schwächer reduziert zu sein. Pelseneer (1899) konnte z. B. bei Trochus cinerarius die Trichtergänge der linken und der rechten Niere nachweisen. Es gelang mir nicht, für Trochus cinerarius die von Pelseneer gegebenen Verhältnisse zu konstatieren, während Fleure und mir dies leicht möglich war für Haliotis tuberculata. Ich zweifle trotzdem nicht an der Richtigkeit der Pelseneerschen Angaben, obschon meine Serien durch das betreffende Tier als tadellos bezeichnet werden können. Ich vermute vielmehr, daß das negative Resultat meiner Untersuchungen daher rühren kann, daß ich nur geschlechtsreife Tiere untersuchte, und daß bei diesen die vollständige Reduktion des Trichterganges eingetreten ist. Diese Vermutung wird dadurch unterstützt, daß Fleure ebenfalls an jungen Haliotiden den rudimentären Gang der rechten Niere nachweisen konnte.

Der Trichtergang der linken Niere ist geräumig und gibt deshalb der Pericardflüssigkeit genügend Platz zum Durchtritt in die linke Niere.

Die Lage des Pericards der Docoglossen ist wesentlich verschieden von derjenigen des Rhipidoglossenpericards, da es dorsal ganz nach vorn und auf die linke Seite des Tieres verschoben ist. Ventralwärts stößt es an die Leber, während es nach vorn vom

Lakunensystem der Niere abgegrenzt wird. Auf eine ganz kurze Strecke berührt es die rechte Niere, mit der es in Verbindung steht. Innerhalb des Pericards der Diotocardier liegen stets nur die Herzkammer und die Vorhöfe.

Das aus der Kieme in den Vorhof gelangte arterielle Blut strömt durch die enge Oeffnung des dünnwandigen Vorhofes in die muskulöse Herzkammer. Das Zurückfließen des Blutes in den Vorhof wird durch Klappen unmöglich gemacht, so daß die Kontraktionen der Herzmuskulatur das Blut in die Aorta treiben. Bei den Docoglossen erweitert sich der Aortenursprung bedeutend und bildet einen Bulbus. Bei den Rhipidoglossen findet sich diese Bulbusbildung nicht, sondern die Aorta gabelt sich alsbald. Der eine Aortenast, die Genitalarterie, verläuft unter dem Darm und verästelt sich in den Läppchen der Geschlechtsdrüsen. Der andere Aortenast, die Arteria cephalica, zieht nach vorn und versorgt den Kopf, den Pharynx, den Rüssel, den Oesophagus, die Begattungsorgane und den Mantel mit arteriellem Blute. Indem die Radula in die Arteria cephalica eingestülpt erscheint, entsteht um dieselbe der sogen. Radularsinus, von dem die Arteria visceralis ihren Ursprung nimmt. Diese verästelt sich an der Oberfläche des Magens. Das arterielle Blut gelangt durch diese Bahnen vom Herzen zu den im Innern des Körpers liegenden Organen, an welche es ernährende Bestandteile und Sauerstoff abgibt. Ein Teil des venösen Blutes sammelt sich in Lakunen und fließt in einem großen Gefäß zur Kieme, wo es arteriell wird und durch das abführende Gefäß in den Vorhof gelangt. Nicht alles venöse Blut kehrt in die Kiemen zurück, sondern ein Teil fließt aus den Lakunen direkt in die Vorhöfe, während ein anderer Teil desselben direkt in die abführenden Kiemengefäße gelangt, ohne zuvor in die Kiemen oder in die Niere zu gelangen.

Die Kiemen sind bei den Diotocardiern verschieden ausgebildet. Während die Rhipidoglossa zygobranchia 2 freistehende Kiemen besitzen, zeigen die Rhipidoglossa azygobranchia nur noch eine freistehende Kieme; aber trotzdem bewahren sie noch 2 Vorhöfe.

Die Docoglossen verhalten sich hierin sehr eigenartig, indem sich das Respirationsorgan als Kranzkieme um den Mantel zieht, ohne aber die Organisation und die Funktion eines Ctenidiums zu besitzen, und der Mantel übernimmt bei diesen Formen respiratorische Funktion.

III. Anatomie des zentralen Gefäßsystems.

A. Rhipidoglossen.

Fissurellidae.

Das Herz der Fissurella liegt in einer geräumigen Pericardhöhle, wie HALLER (1884) und andere Forscher schon richtig festgestellt haben. Es liegt dorsal und seine Längsachse fällt mit der Richtung der Medianachse des Tieres zusammen. Etwa in der Mitte der Herzkammer münden die beiden Vorhöfe, wie Fig. 7, Taf. XIX zeigt. Sie stimmen in Form und Größe miteinander überein und unterscheiden sich dadurch von den Vorhöfen der Haliotiden. Das Vorderende der Herzkammer gibt nach SIMROTH, p. 599, eine feine Arterie ab, die das Mantelloch mit arteriellem Blute versorgen soll. Diese von SIMROTH angeführte Arterie kann ich in meinen Präparaten nirgends auffinden. Der Anschein, als ob eine Arterie vorhanden sei, wird nur dadurch hervorgerufen, daß die Muskulatur beim Schneiden oft reißt. Die Erscheinung ließ mich anfänglich die fragliche Arterie als vorhanden annehmen, doch zeigten neue Serien, daß die lakunäre Blutbahn ein Trugbild ist. Den Bulbus arteriosus, den HALLER neuerdings in seiner Arbeit von 1894 beschreibt, konnte ich trotz Lupe und sorgfältigem Aufpräparieren des Tieres nicht finden. Immer sah ich vom Pericard die Aorta abgehen, wie ich es in Fig. 17, Taf. XX zeichne, ohne irgend welche Aufblähung oder Anschwellung, die man als Bulbus hätte annehmen können. Schnittserien belehrten mich eines Besseren. In Fig. 17, Taf. XX gebe ich einen Längsschnitt durch das Zentralorgan von Fissurella. Der Schnitt geht nicht mitten durch die Herzkammer, denn die Aorta zweigt seitlich ab, weshalb aber auch die Symmetrie des Zentralorgans nur eine scheinbare ist. Die auf diesem Schnitte sehr muskulöse Herzwand hat ventral eine Ausstülpung, welche von HALLER offenbar gesehen und als Bulbus arteriosus bezeichnet worden ist. Wenn wir diese ventrale Herzkammerausstülpung, denn zur Herzkammer gehört sie, mit in Betracht ziehen, so können wir die Beschreibung des Fissurellenherzens durch PERRIER heute nicht mehr in vollem Umfange anerkennen: „Le cœur de la Fissurelle est absolument symmetrique“, denn dieser HALLERsche Bulbus liegt nicht median, sondern ist, wie die Zeichnung verrät, auf die linke Seite geschoben. Läge er median, so müßte auch der Darm im Schnitte getroffen sein, was aber nicht der Fall ist. HALLERS Beschreibung dieses Komplexes ist insofern unrichtig, als er nicht außerhalb,

sondern innerhalb des Pericards liegt und, wie Fig. 17 zeigt, gegen die Aorta durch eine Klappe abgeschlossen wird. Gerade diese zierliche Klappe, von der Haller nichts gesehen, ist es aber, die mich die Hallersche Bezeichnung für die Ausbuchtung „Bulbus arteriosus“ nicht anerkennen läßt. Wir haben hier keinen Bulbus arteriosus vor uns, denn der betreffende Abschnitt liegt innerhalb des Pericards, dieses endet erst an der Stelle, wo die Aorta ihren Ursprung nimmt, also wo sich die Klappe findet. Die Feststellung der Pericardgrenzen ist, wie ich bei Patella zeigen werde, immer die Ursache gewesen, die zu einer falschen Deutung von Herzkammer, Vorhöfen und Bulben geführt hat. Während wir es bei den Docoglossen mit einem wirklichen Bulbus zu tun haben, der außerhalb des Pericards liegt, finden wir bei keinem Vertreter der Rhipodoglossen einen solchen. Wenn an der Stelle der Zeichnung, wo die Ausbuchtung in die Herzkammer übergeht, auch vom Pericard eine Einschnürung sichtbar ist, so muß ich diese als das Produkt der Muskelkontraktion beim Fixieren des Tieres ansehen, kann aber niemals zugeben, daß dort das Pericard aufhöre. Vermutlich konstatierte Haller diesen vermeintlichen Bulbus an injizierten und aufpräparierten Tieren (über die in diesem Falle angewandte Methode ist nichts gesagt) und dann ist es leicht möglich, daß sich dabei die Grenzen des dünnwandigen Pericards verschoben haben.

In Fig. 18, Taf. XX gebe ich die Zeichnung eines ziemlich medianen Längsschnittes durch Pericard und Herzkammer. Er zeigt uns, daß der Zentralteil des Gefäßsystems nach oben und unten nicht symmetrisch ist, denn die Herzpartie unterhalb des Darmes ist kleiner, aber die Muskulatur kräftig entwickelt. Ferner sehen wir, wie das Pericardepithel auch die Vorhöfe und die Herzkammer überzieht und wie die Herzkammer vom Darme durchbohrt wird. In der Darmwand unterscheiden wir eine Schicht Längsmuskelfasern und eine Schicht Ringmuskelfasern, die gegen das Darmlumen vom Darmepithel abgegrenzt sind.

Haller (1884) schreibt p. 63: „Von hinten nach vorn wird die Herzkammer, wie bekannt, vom Enddarme durchbohrt, und diese Durchbohrung findet im wörtlichen Sinne statt.“ Während Haller die Lagerung des Herzens in Bezug auf den Darm als eine tatsächliche Durchbohrung des ersteren durch den letzteren auffaßt, kommt Lang in seiner Trophocöltheorie zu folgender Auffassung der Verhältnisse, welche weit mehr befriedigt. These 60 lautet im Auszuge: Die ursprüngliche Form des Zentralteils des

Hämocöls der Mollusken ist die eines den Enddarm allseitig umgebenden kontraktilen Blutsinus, dessen Innenwand vom Epithelrohr des Darmes, dessen Außenwand von der Muscularis der Splanchnopleura zweier zeitlicher Cölombläschen gebildet wird. Nachdem die beiden Cölomblasen dorsal und ventral vom Darm zusammengestoßen, verwachsen sind, werden die dabei entstehenden Mesenterien resorbiert, wodurch der Blutsinus, jetzt Herz geheißen, ringsum von cölomatischer Muskulatur (jetzt Herzmuskulatur) umgeben ist. Das Herz legt sich also paarig um den Darm herum an, der entsprechende Cölomabschnitt bildet das Pericard.

Das Herz wird also nach dieser Theorie nicht vom Darme durchbohrt, sondern es legt sich dasselbe um den Darm herum an. Ich komme in einem späteren Kapitel: „Langs Trophocöltheorie“ eingehender auf diese These zu sprechen.

Haliotidae.

Meine Untersuchungen beschränken sich hier auf Haliotis tuberculata, da mir von dieser Species viel Material zur Verfügung stand. Ferner untersuchte ich Haliotis iris, eine Neuseeländerform. Es sind die schon zitierten Autoren, besonders Wegmann, der 1884 die reich illustrierte Arbeit: „Histoire naturelle des Haliotides“ veröffentlichte, die sich auch mit diesem Vertreter der Rhipidoglossen beschäftigt haben. Zu ihnen gesellt sich in jüngster Zeit Fleure (1904), der letztes Jahr im hiesigen Laboratorium Haliotis tuberculata monographisch bearbeitete. Die Angaben dieser Forscher erleiden durch meine Untersuchungen einige Aenderungen insofern, als ich den histologischen Bau des Zentralorgans des Gefäßsystems ausführlicher behandle und einige Angaben über den anatomischen Bau des Zentralorgans als den tatsächlichen Verhältnissen wenig entsprechend richtigstelle.

Das geräumige Pericard wird von 2 Vorhöfen und einer Herzkammer ausgefüllt. Von allen untersuchten Exemplaren war nur ein einziges, das im fixierten Zustande Diastole der Vorhöfe bewahrt hatte. Der rechte Vorhof ist bedeutend in die Länge gestreckt. Dadurch, daß sich ihm die Pericardialdrüse in Gestalt dreier Strahlen auflegt, welche von einem hinten am Vorhof gelegenen Zentrum ausgehen, erhält er die Gestalt einer dreikantigen liegenden Pyramide. Der linke Vorhof ist mehr rundlich, gedrungener und zeigt eine andere Form der Pericardialdrüsenanhänge. Zwischen den beiden Vorhöfen liegt die vom Enddarm durchbohrte Herzkammer, deren histologischer Bau sich mit demjenigen der anderen

Rhipidoglossenherzen deckt. p. 350 schreibt Wegmann (1884) „Le ventricule est assez charnée, on lui voit une couche interne à fibres circulaires et une couche externe, dont les faisceaux peu nombreux se ramifient irrégulièrement. . . .“ Diese Beschreibung der Herzmuskellagerung widerspricht den tatsächlichen Verhältnissen, und es will mir scheinen, daß die Beschreibung, wie sie Fleure (1904) gibt, den wirklichen Verhältnissen besser entspricht. Wir finden bei den Haliotiden ganz entsprechend wie bei den Trochiden zu äußerst eine Ringmuskelschicht, die einer Längsmuskelschicht aufliegt, während das Herzlumen von vielen Muskelbündeln durchzogen wird. Diese Muskellagerung haben alle von mir untersuchten Rhipidoglossen mit teilweiser Ausnahme (Neritina) gemein.

Simroth macht p. 599 (1902) in seiner Bearbeitung des Bronnschen Tierreiches die Angabe, der Ventrikel gebe nach vorn eine Arterie ab. Diese Angabe, von Wegmann der Wissenschaft geschenkt, stützt Fleure (1904). p. 296 schreibt er: „Ferner ist die Herzkammer am Vorderende keineswegs geschlossen“, doch zweifelt der Verfasser wohl selber an dieser Angabe, denn p. 293 bemerkt er: „. . . es handelt sich aber kaum um eine spezielle ‚Arterie‘, wie Wegmann beschreibt“. Wenn ein solches Gefäß nachweisbar wäre, müßte es doch wohl eine Arterie sein, da es Blut direkt vom Herzen wegführt. Ich kann dieses Gefäß auf meinen Präparaten nirgends auffinden, sondern ich konstatiere, daß die Herzkammer vorn geschlossen ist. Die Arterie müßte nach Fig. 4, Taf. XVIII (Wegmann 1884) die Herzkammer innerhalb des Pericards verlassen, kann daher nicht als Rest des ursprünglichen Darmblutsinus angesehen werden, sondern dessen Wandung müßte von der Splanchnopleura der herzbildenden Cölomblasen geliefert sein. Es gelang mir ferner nicht, diese Arterie an aufpräparierten Tieren zu sehen. Zeigen sich auf Schnittpräparaten Schizocöllücken in der Muskulatur, so sind dieselben doch wohl als zufällig beim Schneiden entstandene Risse zu betrachten[1]). Wenn Wegmann diese Arterie durch Injektion nachgewiesen hat und die Resultate seiner Forschungen in sehr schönen Zeichnungen der Wissenschaft übergibt, so erlaube ich mir die Vermutung, daß es sehr wohl möglich wäre, daß durch

1) Fleure teilte mir mit, daß er der Ansicht sei, daß die Herzkammer möglicherweise Blut ins Manteldach abgeben könne, da das Herzlumen von keinem Endothel ausgekleidet sei, infolgedessen das Blut zwischen den Muskelfasern durchziehen könne.

den Druck bei der Injektion die Herzkammer entzweigerissen wäre, wodurch sich die Injektionsflüssigkeit leicht eine Bahn in dem Lückensystem des Mantels hat aussuchen können.

p. 350 gibt Wegmann (1884) die Beschreibung der Herzklappen am Vorhof: „La communication des oreillettes avec le ventricule est établie par un grand orifice ovalaire et garni de deux petites valvules qui le bordent comme deux lèvres. L'une est inférieure et plus grande que l'autre, qui est supérieure." Diese Angaben widersprechen meinen Befunden, indem ich für jeden Vorhof nur eine Klappe, und zwar eine Lamellenklappe, nachweisen kann, wie ich solche bei den Trochiden genauer beschreibe.

Aus dem Hinterende der Herzkammer strömt nach Fleure das Blut in einen großen Raum, der als Bulbus arteriosus erklärt wird, und dessen Wandung nicht deutlich begrenzt sein soll. Diese Angaben bedürfen einiger Berichtigung. Die Herzkammer gibt nach hinten eine ziemlich weite Aorta ab, die sich nach kurzem Verlauf in 2 Arterien gabelt. Die Aorta wird gegen die Herzkammer von einer Lamellenklappe abgeschlossen. Diese Klappe konnte ich sowohl bei den Trochiden, als auch bei den Fissurelliden finden (Fig. 5, Taf. XIX; Fig. 17, Taf. XX). Es läßt sich diese Klappe als Rest des primären Gefäßsystems ansehen (Fernandez). Nach meiner Ansicht läßt sich auch hier ebensowenig von einem Bulbus arteriosus sprechen wie bei den Trochiden, Turbiniden und Fissurelliden. Der betreffende Komplex ist nur der gemeinsame Ursprung der beiden Arterien und ist wohl als Aorta zu bezeichnen, entsprechend den Verhältnissen der übrigen Rhipidoglossen. Die Wandung der kurzen Aorta ist scharf begrenzt und reich an Muskulatur, wenn auch nicht so reich wie der Bulbus arteriosus der Docoglossen. Diese Aorta, der gemeinsame Ursprung der Arteria cephalica und der Arteria visceralis, entspricht allerdings in der Lage dem Bulbus arteriosus der Docoglossen, unterscheidet sich aber von diesem dadurch, daß er viel ärmer an Muskulatur ist, und daß die Muskelfasern nicht quergestreift sind.

Zweifelsohne stimmen die Ergebnisse meiner diesbezüglichen Untersuchungen an Haliotis genau mit denjenigen Wegmanns überein; denn p. 352 (1884) schreibt er: „De l'extrémité inférieure naît un court tronc aortique commun, qui, en se bifurquant, donne naissance à l'aorte céphalique ou supérieure et à l'aorte viscérale ou inférieure." In diesem Verhalten glaubt Wegmann eine Ausnahmestellung für Haliotis unter den Gastropoden erkennen zu

müssen, denn er schreibt auf derselben Seite: „Les artères de l'Haliotide présentent, dès leur naissance une disposition très remarquable, différente de celle des autres Gastéropodes et qui rapproche cet animal des Lamellibranches.“ Die Haliotiden nehmen in dieser Beziehung keine Sonderstellung unter den Rhipidoglossen ein, denn ich finde bei allen von mir untersuchten Formen (Ausnahme Neritina) genau dieselben Verhältnisse.

Trochidae und Turbinidae.

Am ausführlichsten beschreibt Perrier die Lage und die Verhältnisse des Herzens der Trochiden und der Turbiniden. Auch Grobben befaßt sich eingehend damit in seiner Abhandlung über die Pericardialdrüse der Gastropoden. Vortrefflich sind die beigegebenen Zeichnungen. Die vom Darm durchbohrte Herzkammer nimmt das Blut aus 2 Vorhöfen auf, die wegen ihrer Lage zur Herzkammer auffallen. Die Herzkammer schneidet die Medianebene des Tieres beinahe rechtwinklig. Schon bei Haliotis tub. ist die symmetrische Lage der Vorhöfe, wie wir sie bei Fissurella (Fig. 6 u. 7, Taf. XIX) konstatieren konnten, etwas gestört. Auffälliger ist nun die Verschiebung bei den Trochiden und den Turbiniden. Wir können hier von einem vorderen, dem linken der Haliotis entsprechenden, und einem hinteren Vorhof reden, der dem rechten Haliotisvorhof entspräche. Beide Vorhöfe tragen Pericardialdrüsen. Der rechte Vorhof erhält das Blut aus der rechten Niere, während der linke Vorhof von der linken Niere und der noch funktionierenden Kieme versorgt wird.

Trochiden und Turbiniden besitzen nur noch eine Kieme und zwar diejenige, die der linken Haliotiskieme entspricht. Haller (1886) macht zwar den Versuch, für die Turbiniden die rudimentäre rechte Kieme nachzuweisen und er glaubt, dieselbe in einem „welligen“ Gebilde, das makroskopisch leicht links vom Enddarm aufgefunden werden kann, zu erkennen. Diese Auffassung jenes Gebildes wird aber schon von Grobben (1891) bestritten, indem er Hallers Beschreibung als richtig anerkennt, dagegen in der Deutung dieses Organkomplexes völlig abweicht. Grobben hält das Gebilde, das Haller äußerlich dem Lungennetz der Pulmonaten vergleicht, für eine Drüsenbildung, welche der linken Hypobranchialdrüse entspreche. Gegen die Deutung als rudimentäre Kieme führt Grobben die Tatsache an: „Der Hauptgefäßstamm, der in das rechts gelegene rudimentäre Atrium führt, ver-

läuft nämlich noch lateralwärts von dem eben erwähnten Organe in vollkommen der linken Kieme entsprechender Lagerung.“ Ebenso erkennen LANG-HESCHELER (1900) in diesem Organ eine Hypobranchialdrüse, oder besser gesagt, sie anerkennen nur eine Hypobranchialdrüse und erklären diesen Komplex nur als einen Teil der Hypobranchialdrüse, die rechts vom Rectum liege.

Durch diese vorgefundenen Angaben sah ich mich veranlaßt, diesen Organkomplex einer Untersuchung zu unterziehen und stellte Uebersichtsbilder von Turbo rugosus und Astralium Imperator her, da mir solche aus der Literatur nicht bekannt sind (Fig. 31 und Fig. 32). Das Organ gleicht bei Turbo rugosus im Aussehen einer Feder. Die Mittelleiste entspricht dem Schaft, die seitlichen Leisten den Rami. Wir sehen daraus, daß bei Turbo eine äußerliche Aehnlichkeit des Organs mit einer Kieme besteht. Die allerdings auffallende Aehnlichkeit schwindet, wenn wir Astralium in den Bereich der Betrachtung ziehen. Hier verläuft nicht eine mittlere Leiste der Länge nach, sondern zwei. Der Ansicht HALLERS, die zwar JHERING (1877) schon äußerste, wird durch das Bekanntwerden der Verhältnisse bei Astralium auch die Begründung, soweit sie sich auf die äußere Form stützte, genommen.

Zur Untersuchung des histologischen Baues stellte ich Längs- und Querschnitte durch Turbo rugosus her. Herr Prof. LANG ließ mir solches Material lebend aus Neapel kommen, so daß ich so glücklich war, verschiedene Fixierungsflüssigkeiten anwenden zu können, nämlich Pikrin-Essigsäure, FLEMMINGsches Gemisch und Sublimat. Das beste Resultat lieferte die Fixierung mit Pikrin-Essigsäure. Fig. 29, Taf. XXI zeigt uns einen Längsschnitt durch den fraglichen Komplex. Derselbe läßt uns nicht im Zweifel, denn wir erkennen die typische Form von Drüsenzellen, die teilweise mit Sekret ausgefüllt sind, weshalb wohl auch die Epithelzellen an dem freien Ende der Wülste sich immer dunkler färben. Welchen Nutzen kann diese Drüse dem Tiere bieten? Ueber ihre Funktion ist man im unklaren. Nach der Ansicht der einen Forscher soll das Sekret der Drüsen die Kiemen schützen, nach einer anderen Ansicht bildet das Drüsensekret Eihüllen und würde in dieser Beziehung den Nidamentaldrüsen der Cephalopoden gleichwertig sein.

In LANGS Lehrbuch der vergleichenden Anatomie (Neubearbeitung durch HESCHELER) finde ich p. 105: „Die Hypobranchialdrüse zeigt sich auf verschiedenen Stadien der Entwickelung (Turbinidae, Trochidae), am besten ist sie bei den

Turbiniden ausgebildet.“ Die nur zeitweise im Wasser lebenden Trochiden weisen eine verhältnismäßig sehr kleine Hypobranchialdrüse auf, während diese bei Turbo rugosus schon weit stärker entwickelt ist. Ungleich mächtiger ist die Hypobranchialdrüse bei Astralium Imperator ausgebildet, wie dies Fig. 31, Taf. XXI zeigt. Ich erinnere hier daran, daß Pleurotomaria ebenfalls eine große Hypobranchialdrüse besitzt. Die Ursache dieser ungleichen Entwickelung ersehe ich in den Lebensbedingungen, denen die Tiere ausgesetzt sind. Die Trochiden leben tage-, wochenlang außerhalb des Meerwassers am Felsen. Wochenlang kriechen sie an den Steinen der Strandzone umher, allwo sie nur bei bewegtem Meer vom Wasser bespritzt werden. Die Tiere besitzen nur gering ausgebildete Hypobranchialdrüsen. Die Turbo rugosus sammelte ich in Neapel in einer geringen Meerestiefe. Die Tiere leben im Gegensatz zu den Trochiden beständig im Wasser und sterben, sobald sie längere Zeit der Luft ausgesetzt sind. Turbo rugosus besitzt gut entwickelte Hypobranchialdrüsen, wie Fig. 32, Taf. XXI zeigt. Astralium Imperator lebt in bedeutender Meerestiefe, dies läßt der Inhalt des Zettels erraten, der den Tieren beigegeben ist: „Dredged Foveaux Straits“. Es ist nun gerade Astralium derjenige von mir untersuchte Gastropod, der die größte Hypobranchialdrüse besitzt.

Aus den oben angeführten Tatsachen läßt sich leider für die Funktion der Drüse nichts Bestimmtes sagen, dagegen läßt sich die Frage aufwerfen, ob die Größe der Drüse nicht abhängig ist von der Meerestiefe, in der die Tiere leben.

Neritidae.

Ob Neritina viridis (Li.) einen oder 2 Vorhöfe besitzt, ist eine strittige Frage. Perrier findet 2 Vorhöfe, Haller dagegen nur einen und einen Bulbus arteriosus. Zu meinen Untersuchungen standen mir 2 Exemplare zur Verfügung, die bei der Fixation gelitten haben, so daß ich leider die Vorhoffrage nicht beantworten kann. Haller zitiert die Arbeit Perriers über Neritina, indem er dieselbe als ziemlich zutreffend bezeichnet, gibt dann aber seine eigenen Befunde, ohne näher auf Perriers Arbeit einzugehen. Das ist schade, denn hätte Haller Perriers Arbeit einer genaueren Durchsicht unterzogen, so hätte er sehen müssen, daß seine vermeintlich neuen Befunde bereits durch den von Perrier oft zitierten Moquin Tandon längst veröffentlicht

waren. Moquin Tandon kennt nur einen Vorhof und die Aorta, also ganz dasselbe, was Haller 1894 als seine Befunde aufführt. Perrier erblickt in der Aorta den rudimentären Vorhof. Wenn meine Serien durch die beiden Tiere auch gut sind, so lassen sie mich im Stiche, wenn ich die Aorta (Tandon, Haller) verfolgen will. Die Lage und die Ausbildung dieses Komplexes scheinen mir allerdings eher für einen rudimentären Vorhof zu sprechen als für die Aorta.

Muß ich die Frage also offen lassen, so bietet Neritina sonst noch des Interessanten genug. Auffallend ist die Tatsache, die Haller richtig beobachtete, daß nämlich die Herzkammer birnförmig ist, und daß der Darm auf seiner ventralen Seite nur noch von spärlichen Muskelfasern umgeben ist. Simroth hält diese auffällige Erscheinung nicht für einen genügenden Beweis dafür, daß der Darm an dieser Stelle die Herzkammer verlassen könnte, durch welche Erscheinung die Herzanlage der Neritina zu einer Uebergangsform zu derjenigen der Docoglossen würde. Ja, Simroth äußert sich sogar dahin, daß, wenn der Darm die Herzkammer verlassen hätte, er immer noch durch das Pericard ginge. Simroth hat mit dieser Ansicht nur scheinbar recht, was ich in einem späteren Kapitel, „Langs Trophocöltheorie“, nachweisen werde.

Neritina liefert mir einen anderen untrüglichen Beweis für die oben ausgesprochene Ansicht, daß sie eine Uebergangsform bilde von den Herzverhältnissen der Rhipidoglossen zu den Docoglossen. Weder Haller noch Perrier haben den Klappen oder, besser gesagt, der Klappe an der Uebergangsstelle vom linken Vorhof in die Herzkammer ihre Aufmerksamkeit geschenkt, und doch liegt gerade in ihr ein wichtiges Beweismittel für den inneren Zusammenhang der Docoglossenherzen mit den Rhipidoglossenherzen. Dieser neue Gesichtspunkt betrifft den Bau der Herzklappe: dieselbe ist nicht eine Lamellenklappe, wie sie den Rhipidoglossen zukommt, sondern eine Röhrenklappe, wie ich sie für Acmäiden und Patelliden beschreiben werde. Die Querschnitte durch das Rhipidoglossenherz zeigen den Darm im Zentrum gelegen, während ein Querschnitt durch das Herz von Neritina uns den Darm gegen das rechte Ende der Herzkammer verschoben aufweist. Diese Lage des Darmes würde eine Rhipidoglossenklappe funktionslos werden lassen, und da auch die Ringmuskelschicht des Herzens sehr reduziert ist, bildet sich eine Röhrenklappe aus, auf deren Funktion ich an anderem Orte zu sprechen kommen werde; hier

sei nur bemerkt, daß die Funktion dieser Klappe nicht an das Vorhandensein eines festen Widerstandes in der Herzkammer gebunden ist. Fasse ich das Gesagte zusammen, so finde ich in Neritina eine Rhipidoglossenform mit exzentrischer Darmlage und mit einer Docoglossenklappe.

Neritina zeigt ferner in ihrem Kiemenbau ein Verhalten, das ebenfalls darauf hinweist, daß Neritina sich wesentlich von den Rhipidoglossen unterscheidet. Die Kieme zeigt denselben Bau wie diejenige der Acmaea-Arten, eine Tatsache, die allein schon genügt, um Thiele (1902) in Verlegenheit zu bringen, wo er die Neritina in seinem System einreihen soll. p. 325 schreibt Thiele: „Während die Kieme der Trochiden durch die teilweise Verwachsung mit dem Mantel unter Rückbildung der oberen Blättchen sich viel weiter entwickelt hat, ist diejenige der Neritiden auffälligerweise ähnlich der Acmäiden-Kieme beschaffen.“ Im weiteren gibt Thiele zu, ganz im unklaren zu sein, an welche Rhipidoglossen sich die Neritiden zunächst anschließen. Ich wage in einem späteren Kapitel, betitelt: „Der zweite rudimentäre Vorhof der Docoglossen“ eine Lösung der Frage der systematischen Stellung der Neritiden zu geben, sofern der Bau des Zentralorgans des Gefäßsystems dies erlaubt.

B. Docoglossen.

Patellidae.

Das Pericard umschließt, wie Wegmann (1888) feststellt und Perrier bestätigt, ein dreiteiliges Zentralorgan. Haller (1894) widerlegt diese Angaben. Meine Untersuchungen stimmen mit denjenigen genannter Forscher überein, sofern sie sich auf die Topographie und Anatomie des Zentralorgans beziehen. Meine Serien bezeugen mir aber, daß das Pericard den dritten Teil des Zentralorgans nicht einschließt, sondern daß derselbe außerhalb des Pericards liegt, wie Haller mit aller Deutlichkeit hervorhebt. Ich verweise auf Fig. 26, Taf. XX.

Wegmann stellte die genannten Grenzen des Pericards nicht fest und findet darum drei Herzteile innerhalb des Pericards, deren Benennung ihm viel Mühe macht. Er prüft zu diesem Zwecke zwei von ihm selber formulierte Hypothesen auf ihre Brauchbarkeit. Die erste Hypothese, wonach der erste Teil ein Blutsinus, der zweite ein Vorhof und der dritte die Herzkammer darstellen sollte, hält Wegmann selbst für unhaltbar. Dafür steht der Forscher um so entschiedener für die zweite Hypothese ein.

Nach dieser wird der erste Teil seines Baues und seiner Lage wegen mit Recht als Vorhof bezeichnet. Der zweite und dritte Teil werden von WEGMANN als eine zweiteilige Herzkammer betrachtet. Diese Erklärung der Herzverhältnisse wird von PERRIER gutgeheißen und unterstützt. Er schreibt: „L'histologie, que j'ai étudiée avec soin, démontre avec évidence ce fait, annoncé par WEGMANN, il n'y a qu'une oreillette et qu'un ventricule, ce dernier étant divisé en deux parties“ [1]). Diese Darstellung des Patellaherzens von WEGMANN und PERRIER wird 1904 von HALLER wohl für immer zurückgewiesen. HALLER erkennt die zweiteilige Herzkammer nicht mehr an, sondern betrachtet nur den mittleren Teil als Herzkammer, den hinteren Teil erklärt er als Bulbus arteriosus und den Teil vor der Herzkammer deutet er als Vorhof. Es ist HALLERS Verdienst, hier die richtige Deutung der Verhältnisse gefunden zu haben. HALLER hebt auch mit aller Schärfe den prinzipiellen Fehler hervor, den seine Vorgänger beim Studium gemacht haben. Er besteht darin, daß die früheren Autoren nicht angaben, wie weit das Pericard reicht. Im dritten Abschnitt handelt es sich wirklich um einen Bulbus arteriosus, denn er liegt außerhalb des Pericards. Dieser wirkliche Bulbus arteriosus steht in schroffem Gegensatz zu der Herzkammerausstülpung bei Fissurella costaria, die von HALLER ebenfalls als Arterienbulbus aufgefaßt wird.

Es will mir scheinen, daß RAY LANKESTER (1883) die Herzverhältnisse bei Patella richtig gedeutet hat. Für diesen Forscher gibt es einen Vorhof, eine Herzkammer und eine breite große Aorta: „The heart in Patella consists of a single auricle (not two as in Haliotis and Fissurella) and a ventricle; the former receives the blood from the branchial vein, the latter distributes it through a large aorta, which soon leads into irregular blood-lacunae.“

Im Jahre 1903 erschien eine Monographie über Patella von DAVIS und FLEURE, der eine Zeichnung beigegeben ist, welche die Vermutung aufkommen läßt, daß die beiden Autoren HALLERS Arbeit von 1894 noch nicht kannten, denn auf der genannten

---

1) Zu einer ähnlichen Benennung der Herzteile innerhalb des Pericards, wie sie WEGMANN in einer seiner Hypothesen gibt, kommt GIBSON (1887), indem er innerhalb des Pericards eine Herzkammer erkennt, die zwei Arterien abgibt. p. 614 schreibt GIBSON: „The ventricle is partially of muscle fibres. It is oval, and more or less pointed in shape at the ends, where it opens into two aortae.“

Zeichnung sehen wir den Bulbus arteriosus vom Pericard umgeben. Die einzelnen Abschnitte wurden zwar richtig erkannt und benannt, es fällt daher etwas befremdend auf, wenn Fleure 1904 schreibt: „The Docoglossa possess a special intrapericardial ‚Bulbus aortae‘, separated from the ventricle by a valvular aperture.“ Fleure setzt sich mit diesen Angaben in schroffen Gegensatz zu Haller (1894).

Auf die unrichtige Darstellung der Klappe zwischen Vorhof und Herzkammer von seiten Wegmanns, Perriers und Hallers komme ich im Abschnitt „Histologie des Docoglossenherzens“ zu sprechen. Wegmann und Perrier haben zwischen dem zweiten und dritten Herzabschnitt, also zwischen Herzkammer und Aortenbulbus eine Klappe beobachtet, deren Vorhandensein von Haller bestritten wird. Mir will scheinen, daß das zu Recht bestehen bleibt; daß an jener Oeffnung Muskelzüge sich vorfinden, die wohl als Klappen funktionieren und als solche aufgefaßt werden können.

Simroth schreibt p. 594 (1902): „Am auffälligsten ist die Tatsache, daß auch die Patellen im Dach ihrer Mantelhöhle ein feines, lakunäres Blutgefäßnetz haben, das noch zur Atmung dienen soll.“ Simroth führt das als eine Begründung seiner Theorie an, wonach alle im Wasser lebenden Mollusken auf Landformen zurückzuführen wären. Die Lebensweise dieser Tiere im Wasser wäre sekundär erworben. Meine Schnittpräparate von Patella zeigen im Mantel feine Blutbahnen; doch darf man diesen keinen allzu großen Wert beilegen; denn sie finden sich ebenso deutlich bei Acmaea, wie schon Fräulein Willcox (1898) konstatierte. Ueber den Zweck dieser Gefäße kann man keinen Augenblick im Zweifel sein, wenn man der Aufgaben des Mantels für das Tier gedenkt. Ein solches Organ bedarf der Blutzirkulation im weitgehenden Maße, soll es seinen Funktionen gewachsen sein. Die Auffassung, daß die Blutbahnen im Mantel wirklich noch der Atmung dienen, muß als Hypothese erkannt werden. Die Möglichkeit, daß die Lymphe im Mantel Sauerstoff aufnehmen kann, ist vorhanden; denn die Mantelwandung ist sehr dünn. Mit dieser Erkenntnis ist aber der Beweis noch lange nicht erbracht, daß diese Gefäße als Reste eines primären, rudimentären Lungennetzes angesehen werden können, sondern viel glaubwürdiger erscheint mir der Schluß, den Fräulein Willcox aus den angeführten Tatsachen für Acmaea zieht. Sie schreibt p. 59 (1898): „Offenbar ist der Mantel bei Acmaea als accessorisches Respirationsorgan anzusehen.“

Acmaeidae.

Bei der Bearbeitung des Gefäßsystems von Acmaea virginea berücksichtigte ich speziell die Dissertation „Zur Anatomie von Acmaea fragilis Chemnitz“ durch H. A. Willcox (1898) und die Arbeit Bernards über die Docoglossen. Das Pericard besitzt dieselbe Form und Lage wie diejenige von Patella. Es schließt die Herzkammer und den Vorhof ganz ein. Fräulein Willcox (1898) behauptet daher etwas viel, wenn sie sagt: „Der Vorhof füllt im ausgedehnten Bestand das Pericard ganz aus und ist demzufolge auch dreieckig.“ Die Verfasserin behauptet ferner: „Die Herzkammer ist ungefähr cylindrisch und der Hinterseite des Pericardiums angewachsen, zieht sich fast in einer Horizontalebene von dessen hinterer bis zu dessen rechter Spitze. Aus dem Hinterende tritt eine Genitalarterie, während das Vorderende eine große Arterie, die Aorta, abgibt.“ „Klappen in der zwischen Vorhof und Herzkammer liegenden Oeffnung habe ich nicht gefunden, doch meine ich deren Anwesenheit dadurch nicht zu leugnen.“

Fräulein Willcox kann die zweiteilige Herzkammer, welche Wegmann, Perrier und andere der Patella zuschrieben, nicht anerkennen, denn p. 40 sagt sie: „Der Ventrikel ist nur ein- und nicht zweikammerig wie bei Patella.“ Leider aber faßt sie dennoch den Arterienbulbus und Herzkammer als ein Ganzes zusammen, ignoriert einfach die Pericardgrenzen, wodurch sie dann natürlich zu der Ansicht kommt, daß die Herzkammer längs der ganzen hinteren Seite mit dem Pericard verwachsen sei. An dieser Erklärung der Verhältnisse zweifelt Simroth mit Recht, auf p. 534 der Neubearbeitung der Mollusken für das Bronnsche Tierreich, wenn er sagt: „Eine Unsicherheit besteht nur noch bei Acmaea.“ Bernard kommt ebenfalls zum Schlusse: „Le ventricule n'est pas divisé en deux.“ In Wirklichkeit liegen die Herzverhältnisse bei Acmaea genau so wie bei Patella. Ich verweise auf die beiden Längsschnitte Fig. 24, 26, Taf. XIX. Der zarte, dünnwandige Vorhof gibt das Blut an die muskelreiche Herzkammer ab. Den Rückfluß des Blutes verhindert eine von Willcox nicht beobachtete und von anderen Forschern nicht richtig beobachtete Röhrenklappe, wie sie den Patelliden eigen ist. Nur Vorhof und Herzkammer liegen innerhalb des Pericards, der ansehnliche Bulbus arteriosus liegt außerhalb desselben und gabelt sich in 2 Aeste, nämlich die Genitalarterie und die vordere Aorta. Wie sich zwischen Vorhof und Herzkammer eine Röhrenklappe vorfindet, so zeigt die Zeich-

nung eines Längsschnittes einer vollständigen Serie durch Acmaea, daß zwischen der Herzkammer und dem Aortenbulbus sich ebenfalls eine Klappe befindet, die das Rückströmen des Blutes in die Herzkammer verhindert. Diese zweite Klappe, die sich gegen den Bulbus öffnet, ist eine Lamellenklappe, deren Vorhandensein wir als notwendig erachten müssen, wenn wir dem Bulbus infolge seiner quergestreiften Muskulatur eigene, von der Herzkammer nicht direkt abhängige Bewegung zuerkennen. Taf. XXI, Fig. 26 zeigt uns diese Verhältnisse.

Fräulein Willcox macht Angaben über die Kontraktion der Vorhofwandung und findet, daß die linke freie Wand gegen die rechte Seite hingezogen werde. Meine Schnittserien zeigen, daß die Kontraktion des Vorhofes nicht eine seitliche, sondern eine dorso-ventrale sein muß. Die ganze Herzanlage ist dorso-ventral abgeplattet, wie soll sich nun der geräumige Vorhof im Sinne von Fräulein Willcox ausdehnen können, wenn noch gar das Tier schutzsuchend sich unter die Schale zurückzieht?

Herr Prof. Lang stellte mir nachträglich 10 Stück Acmaea fragilis zur Verfügung. Diese Exemplare stammen aus Neuseeland und sind mit Sublimat fixiert. Die Länge der Schale verhält sich durchschnittlich zur Breite wie 1,28 : 1. Fräulein Willcox beschreibt die Formen als sehr flache Tellerform. In der Tat fällt die flache Form der regelmäßig gebauten Schale auf. Ich stellte die drei Dimensionen der Schale fest und erhielt nachstehende ziemlich konstante Größen:

	Acmaea virginea	Acmaea fragilis
$\frac{\text{Länge}}{\text{Breite}}$	1,25	1,1
$\frac{\text{Länge}}{\text{Höhe}}$	8—9	1,6

Die Quotienten der Länge durch die Breite sind bei beiden Species ungefähr 1, während diese aus Länge durch die Höhe sehr different sind, indem derjenige von Acmaea virg. 5mal größer ist als derjenige von Acmaea frag.

Die Höhe der Schale wurde so gemessen, daß man den Abstand der Zirkelfüße bestimmte, welcher dadurch hervorgerufen wurde, daß man die Schale der Länge nach so zwischen sie hineinlegte, daß der hintere Schalenrand in einer Zirkelspitze in einer Ebene lag.

Die erhaltenen Verhältniszahlen würden an und für sich schon wahrscheinlich machen, daß die Kontraktion des Vorhofes bei den

Acmäiden nicht im Sinne des Fräulein Willcox vor sich geht, sondern daß der Vorhof sich dorso-ventral entsprechend der flachen Körpergestalt zusammenzieht. Diese Erscheinung kann ich auf allen Schnittserien feststellen.

Die Angabe des Fräulein Willcox: „Ein zweiter Vorhof ist auch nicht spurweise vorhanden“, will ich im Kapitel: „Der zweite rudimentäre Vorhof der Docoglossen“, interpretieren und hier nur bemerken, daß ich im Gegensatz zu allen bisherigen Bearbeitern der Docoglossen glaube, Gründe und Beweise genügend in Händen zu haben, um letzte Spuren des zweiten vorhanden gewesenen Vorhofes nachweisen zu können.

IV. Histologie der Herzmuskulatur.

Mit der Histologie der Herzmuskulatur der Rhipidoglossen befaßte sich Haller und legte die Resultate der Untersuchungen in einer Studie, betitelt: „Ueber marine Rhipidoglossen“, nieder. Diese im Jahre 1884 erschienene Arbeit ist mit Unrecht in Vergessenheit geraten, denn sie birgt eine Anzahl wichtiger Angaben. In den Bereich der Hallerschen Untersuchungen fielen die Trochidae, Haliotidae und Fissurellidae. Ihnen füge ich als neu hinzu Untersuchungen über Neritinidae und Turbinidae. Ferner dehnte ich meine Untersuchungen auf die Docoglossen aus, soweit mir Material zur Verfügung stand: Patellidae und Acmaeidae.

Haller konstatiert in der zitierten Arbeit sowohl in der Muskulatur der Vorhöfe als auch in derjenigen der Herzkammer Querstreifung und unterstützt diese Angabe durch eine Zeichnung der Muskulatur der Vorhöfe von Fissurella und durch eine solche von Herzkammermuskulatur. Diese Zeichnungen können nun allerdings heutzutage nicht mehr befriedigen. Haller wagt auch einen Versuch, die Querstreifung zu erklären. Es sollen sich glänzende Kügelchen ausgeschieden haben, die dann in den übereinander liegenden Fasern in ungleicher Höhe lägen und die Querstreifung hervorrufen: diese Angaben stimmen mit den Ergebnissen, die mir die Untersuchung meiner Präparate liefert, nicht überein. Es ist mir gelungen, auf Schnittpräparaten von Turbo rugosus deutliche Fibrillen zu erkennen. An denselben wechseln dunkle und helle Schichten ab, niemals sind es Kügelchen, wie Haller solche in Fig. 25, Taf. VI seiner Untersuchungen darstellt. Die Querstreifung eines Teiles der Herzmuskulatur ist

nicht nur derart, daß dunkle und helle Schichten von gleicher Mächtigkeit abwechseln, sondern wir finden auch Querstreifung von der ROLLETschen Formel ZJQJZ, d. h. in der Mitte findet sich eine breite, dunkel gefärbte Schicht (Q), links und rechts davon je eine helle Schicht (J), ungefähr von derselben Mächtigkeit wie die dunkel gefärbte, und diese werden von einer ganz dünnen, dunkel gefärbten Schicht (Z) eingeschlossen. Ich verweise auf Fig. 28, Taf. XXI.

Diese vollständigere Querstreifung konnte ich nur in der Herzmuskulatur von Turbo rugosus und von Acmaea virginea nachweisen. Fräulein WILLCOX kann bei Acmaea fragilis nur eine undeutliche Querstreifung erkennen, desgleichen findet GIBSON (1887) für Patella: „The transverse striation is not very distinct and it gives the individual fibres rather a granular appearance.“ In der großen Mehrzahl finden wir die Muskelfasern einfach quergestreift von der Formel JQJ, wie Fig. 34, Taf. XXI zeigt. Auf vielen meiner Präparate scheint die Querstreifung keine eigentliche zu sein, indem die hellen Schichten eine 4—5 fache Mächtigkeit im Vergleich zu den dunkeln besitzen. Diese Erscheinung läßt sich aber auf eine ungünstige Färbung zurückführen. Die besten Resultate lieferte mir die Eisenhämatoxylinfärbung, doch gerade bei der Anwendung dieses Farbstoffes bedarf es genauester Kontrolle beim Differenzieren, sollen nicht irreleitende Bilder entstehen.

Nach meinen Präparaten zeigt sich in allen von mir untersuchten Formen, auch bei den Docoglossen, eine quergestreifte Muskulatur sowohl im Vorhof als auch in der Herzkammer, doch nicht in dem Sinne, wie HALLER diese zeichnet. Die Querstreifung ist nicht immer senkrecht zur Längsachse der Faser, sondern sehr oft schräg, wie dies Fig. 4, Taf. XIX veranschaulicht, ja sie erregt den Anschein einer spiraligen Anordnung. Diese Schrägstreifung ist offenbar nur auf verschiedene Kontraktionszustände der vielen Fibrillen innerhalb derselben Faser zurückzuführen. Ich verweise hier auf die Arbeit von WAKWITZ: „Beiträge zur Histologie der Molluskenmuskulatur“, speziell Fig. 27, in welcher Figur uns der Verfasser ein Bild darbietet, das sich mit demjenigen meiner Präparate am besten deckt. Mit der Querstreifung der Muskulatur befaßt sich auch TH. KNOLL, der in seiner reich mit Abbildungen ausgestatteten Arbeit für die Gastropoden, nachdem er die Differenzen zwischen protoplasmaarmen und protoplasmareichen Fasern festgestellt hat, zu folgenden Ergebnissen

kommt: „Wie viel von allen den geschilderten Mannigfaltigkeiten nur auf Entwickelungsvorgänge zu beziehen ist, die an den verschiedenen Fasern nur bis zu verschiedenen Stufen vorgeschritten sind, läßt sich nicht ohne weiteres entscheiden. Die Herzmuskulatur ist in ihrer größten Masse protoplasmareich, dies scheint einen Widerspruch in sich zu bergen, wenn man die regelmäßige und große Arbeit der Herzmuskeln bedenkt.“

Die Kernverhältnisse der Muskulatur der Vorhöfe und der Herzkammer werden von Haller zuerst genauer berücksichtigt. Die dem Myolemm eingelagerten Kerne, die immer in der Faserrichtung liegen, benutzt Haller, um daraufhin einen durchgreifenden Unterschied zwischen Muskeln der Herzkammer und Muskeln des Vorhofes zu begründen, indem er zu dem Schlusse kommt: „Sie (die Kerne) sind granuliert bei den Muskeln des Vorhofes, glänzend und ohne Granulation an jenen der Kammer, und gerade in diesem Momente liegt eine Verschiedenheit der beiderlei Muskelarten.“ Mit dieser Beschreibung der Kerne im Myolemm, wie sie Haller gibt, stehen meine eigenen Befunde nicht im Einklang. Vor allem kann ich keine Differenz herausfinden zwischen Myolemmkernen der Vorhofmuskulatur und der Kammermuskulatur, sondern an beiden Orten finden wir elliptische Kerne mit bestimmter Anordnung der chromatischen Substanz. So finden wir, wie Fig. 27, Taf. XXI zeigt, in den beiden Brennpunkten der Ellipse je ein größeres Korn und zwischen diesen in zwei Reihen angeordnet kleine Chromatinkörnchen, so daß das ganze Gebilde sowohl zur kleinen als zur großen Ellipsenachse symmetrisch erscheint. Diese Kernfigur kann einem Ungeübten leicht eine mitotische Kernteilung vorspiegeln. Ich konnte dieselbe sowohl bei Rhipidoglossen als auch bei Docoglossen feststellen, und zwar nicht nur in der Vorhofmuskulatur, sondern auch in der Herzkammermuskulatur. Ein Unterschied zwischen Vorhof und Herz ist in dieser Beziehung nicht vorhanden, und dennoch glaube ich, daß Haller in der Herzmuskulatur Kerne, glänzend und ohne Granulation gesehen hat. Meine Präparate zeigen diese Kerne auch; aber es sind dies nicht die Muskelkerne, auch nicht Blutkörperchen, sondern ich muß diese als Bindegewebskerne ansehen. Ich komme noch darauf zurück.

Haller konnte so wenig wie andere Forscher, die sich mit der Histologie der Muskulatur befaßten, ein Endothel feststellen. „Auf diesen Endothelmangel hin ist es so sehr natürlich“, schreibt Haller p. 67 (1884), „daß das Blut die Muskulatur und die

nervösen Elemente direkt bespült, was, vom physiologischen Standpunkte betrachtet, von Wichtigkeit sein dürfte". Wie schon bei der Besprechung der Vorhöfe diese Ansicht zurückgewiesen worden ist, so muß dies auch hier geschehen, denn die Herzkammermuskulatur ist ebenfalls von Bindegewebe umgeben, wenn dasselbe auch stellenweise nur noch in geringem Maße vorhanden ist. Auffallend dürfte für jeden sein, der sich mit Histologie der Muskulatur beschäftigt, daß wir an den Muskelfasern ringsherum Kerne eingebettet finden, die sich von den Muskelkernen wesentlich unterscheiden. Sie haben rundliche Form, sind bedeutend kleiner als die Muskelkerne und behalten ihre tief schwarzglänzende Hämatoxylinfärbung noch bei, wenn die ovalen Muskelkerne und die Blutkörperchen längst hell geworden sind. Ich vermute, daß Haller diese Kerne für die Muskelkerne des Herzens hielt, wenigstens stimmt seine Beschreibung für dieselben hiermit überein. In diesem Falle allerdings wäre der oben erwähnte Unterschied in der Kernstruktur der Muskulatur des Herzens und des Vorhofes zu erblicken. Haller irrt, es sind keine Muskelkerne, sondern Bindegewebskerne. Ich verweise hier auf Fig. 33 der Taf. XXI. Fig. 27, Taf. XXI ist mit einer Vergrößerung von 1300 gezeichnet. Die Querstreifung ist verschwunden in der Muskulatur, dafür sehen wir deutlich die Kernstruktur, während Fig. 34 speziell die Querstreifung zeigen soll. Wir sehen, daß in diesem Falle die Muskelkerne noch nicht differenziert sind. In Fig. 33, Taf. XXI, und Fig. 8, Taf. XIX bringe ich Bindegewebskerne zur Darstellung, wie sie neben wohldifferenzierten Muskelkernen liegen.

Quergestreifte Muskulatur finden wir außer in den Vorhöfen und in der Herzkammer noch im Bulbus arteriosus der Docoglossen, was wohl zu der Annahme berechtigt, daß dieser Bulbus eigene Kontraktionsfähigkeit besitzt.

Auf die Endothelfrage komme ich im Kapitel: „Histologie der Arterien und der Lakunen" zu sprechen.

Der Darm weist nirgends quergestreifte Muskulatur auf, auch nicht in dem Teil, der die Herzkammer durchzieht, es mischen sich im Gegenteil die beiden Muskelarten aufs innigste.

V. Histologie des Rhipidoglossenherzens.

Die Längsachse des Herzens der Trochiden, Turbiniden und Neritiden ist quergestellt zur Medianebene des Tieres, während bei Haliotis die Längsachse des Herzens schief zur Richtung der

Medianebene des Tieres steht und bei Fissurella fällt sie sekundär mit der Medianebene zusammen. Das Pericard liegt bei allen untersuchten Rhipidoglossen hinter der Mantelhöhle.

Die Herzkammer und die Vorhöfe sind von einem im allgemeinen dünnwandigen Pericard umschlossen. Die vom Rectum durchbohrte Herzkammer weist eine dreifache Schichtung ihrer Muskulatur auf. Das Plattenepithel, das die ganze Pericardhöhle auskleidet, überzieht auch die Ringmuskelschicht des Herzens, die ihrerseits einer Längsmuskelschicht aufliegt, deren Grenzfasern mit denen der ersteren innig verflochten sind. Außerdem wird das Herzlumen nach allen Richtungen von Muskelbalken durchzogen. Die Schichtung ersehen wir aus Taf. XIX, Fig. 2, welche Figur eine Zeichnung eines Ausbreitungspräparates der Herzkammer von Trochus cinerarius ist. Es ziehen Muskelbalken von der linken zur rechten Seite, von oben nach unten, von hinten nach vorn, und mehr noch von der Längsmuskelschicht des Darmes zweigen Muskelbündel ab und verästeln sich in der Längsmuskelschicht des Herzens. Die Reihenfolge der Schichten vom Darmhohlraum nach außen ergibt, wie es aus Taf. XIX und XXI, Fig. 1 und 18 zu ersehen ist:

1) Darmlumen,
2) Darmepithel,
3) Darmmuskulatur { Ringmuskulatur, Längsmuskulatur,
4) Herzlumen,
5) Herzmuskulatur { das Herzlumen quer durchsetzende Fasern, Längsmuskelschicht, Ringmuskelschicht,
6) viscerales (inneres) Pericardepithel,
7) Pericardhohlraum (Cölom),
8) somatisches (äußeres) Pericardepithel,
9) Muskulatur und Bindegewebe, die das äußere Pericardepithel umgeben,
10) Körperepithel.

Bei Turbo rugosus zeigt der Darm eine zweite Längsmuskelschicht innerhalb der Ringmuskelschicht gelegen.

Im Rhipidoglossenherzen verhindert an jedem Vorhof eine Klappe das Zurückfließen des Blutes aus der Herzkammer in die Vorhöfe. Fig. 30, Taf. XXI zeigt uns die Klappe bei Trochus. Sie kann als Beispiel für die Klappe aller Rhipidoglossen (mit

Ausnahme von Neritina) angesehen werden. Sie ist eine einfache Muskellamelle, die eine bedeutende Länge erreicht und sich zwischen Darm und Herzwand erstreckt. Sie unterscheidet sich also wesentlich vom Bau der Klappe aller Docoglossen, die als dünnwandiges Rohr in die Herzkammer vorragt. Die Funktion der Rhipidoglossenklappe ist ihres Baues wegen verschieden von derjenigen der Docoglossen. Am lebenden Tiere kann die Bewegung der starken Herzmuskulatur wegen nicht beobachtet werden, ihre Funktion muß daher aus ihrem Bau geschlossen werden, was keine großen Schwierigkeiten darbietet. Wenn sich die Ringmuskulatur des Herzens zusammenzieht, so wird der Raum zwischen Herzmuskulatur und Darm auf ein Minimum verringert. Die Klappe wird dadurch gegen den engen Kanal gedrückt, der vom Vorhof in die Herzkammer führt, und bringt diesen dadurch zum Verschluß. Durch die Kontraktion der Ringmuskulatur wird zugleich eine Streckung der Längsmuskelfasern hervorgerufen. Kontrahiert sich hierauf die letztere, d. h. löst sich die Spannung aus, so entsteht hierdurch zunächst ein entgegengesetzter Blutdruck, und zugleich wird die kontrahierte Ringmuskelschicht nun wieder zur Ausdehnung angeregt, wodurch sich die Klappe öffnet und den Uebertritt einer gewissen Blutmenge in die Kammer ermöglicht.

Die Vorhöfe liegen an entgegengesetzter Seite des Darmes. Legen wir durch die Längsachse des Darmes, der das Herz durchzieht, und durch die Mündung des einen Vorhofes eine Ebene, so wird diese auch die Mündung des anderen Vorhofes aufnehmen.

Haller beschreibt das Pericard der Rhipidoglossen als einfache Epithelschicht. Bei allen Formen, die ich untersuchte, läßt sich aber eine Schicht von Muskulatur und Bindegewebe konstatieren, die nach außen vom kubischen Körperepithel begrenzt wird. Eine Ausnahme hiervon macht nur Trochus cinerarius, bei welchem die Muskelschicht des Pericards diejenige der Herzkammer an Mächtigkeit weit übertrifft, was ich in Fig. 16, Taf. XX zur Darstellung bringe.

VI. Histologie des Docoglossenherzens.

Simroth (1902) schreibt p. 585: „Die histologischen Angaben Wegmanns, Hallers und Willcoxs stimmen völlig mit denen bei den Rhipidoglossen überein.“ Diese Angabe bedarf einer

Einschränkung, insofern nämlich, als die Anzahl der Muskelschichten verschieden ist. Die Herzkammer der Docoglossen wird nicht mehr vom Rectum durchbohrt. Es ist nur noch ein Vorhof vorhanden, weshalb SIMROTH behauptet, die Docoglossen seien keine Diotocardier mehr. Als durchgreifenden Unterschied im histologischen Bau der Herzen führe ich an, daß nur noch eine Längsmuskelschicht vorhanden ist. Fräulein WILLCOX schreibt p. 28: „Die Herzkammer dagegen besitzt ausschließlich oder fast ausschließlich Längsmuskeln.“ Diese Angaben decken sich mit den Befunden an meinen Präparaten.

Wie schon früher bemerkt, findet sich auch im Herzen der Docoglossen eine Klappvorrichtung, die das Rückfließen des Blutes in den Vorhof verhindert. Diese Klappe unterscheidet sich im Bau von derjenigen der Rhipidoglossen, indem sie in die Herzkammer in Form eines dünnwandigen Rohres vorragt, dessen Wände sich bei etwaigem Rückstoß des Blutes (infolge Kontraktion der Kammermuskulatur) zusammenlegen und dadurch den Rückfluß des Blutes absperren. Die Muskulatur der Klappen wird von der Kammermuskulatur geliefert. Fig. 24, Taf. XXI zeigt uns die Verhältnisse, wie sie Patella darbietet. Ich möchte hier auf die Beschreibung der Klappenvorrichtung aufmerksam machen, welche WEGMANN (1888) gibt: „Cette première vésicule du cœur communique avec la partie moyenne par un large orifice, situé en face de l'embouchure de la veine branchiale et garni d'une paire de grandes valvules placées en sens longitudinal du cœur.“ Der Verfasser gibt demgemäß die Zeichnung. HALLER schreibt in seiner Arbeit: „Studien über docoglosse und rhipidoglosse Prosobranchier“ (1894): „An dieser ovalen Kommunikationsöffnung befindet sich, wie WEGMANN ganz richtig beobachtete, ein Paar sehr zierlicher Klappen (Fig. 92), deren Ränder bei Verschluß übereinander lagern und die sich beim Oeffnen in die Kammeröffnung und nicht in den Vorhof bewegen.“ Diese Darstellung der Klappenverhältnisse ist unrichtig. Wohl scheint es auf Schnitten, als hätten wir es mit 2 Klappen zu tun; aber auffallend muß dann sein, daß wir auf solchen Längsschnitten die Muskelfasern immer im Querschnitt treffen. Diese Beobachtung führte mich zur genauen Prüfung der Verhältnisse. Ich verfolgte die Klappen auf Schnittserien und fand, daß wir es nicht mit zwei, sondern mit einer röhrenförmigen Klappe zu tun haben, die allerdings in Längsschnitten, sofern diese parallel zur Längsachse der Klappe geführt werden, den Anschein von 2 Klappen

hervorrufen kann. In Fig. 24, Taf. XXI sehen wir die Zeichnung eines Schnittes, der nicht ganz parallel zur Längsachse geht, auf welchem wir deshalb die quergestreifte Klappenmuskulatur der Länge nach getroffen haben. Wir konstatieren ferner, daß es sich nicht um 2 Klappen handeln kann, da der Ausschnitt hier bogenförmig ist. Die Funktion dieser Klappe ist durchsichtig und bietet dem Verständnis nicht die geringsten Schwierigkeiten. Sie verhält sich ähnlich wie die Taschenklappen im Gefäßsystem der Säugetiere. Die Kontraktion der Herzmuskulatur bewirkt eine Stauung des Blutes zwischen Herzwand und Klappenwand, wodurch die Klappe zum Verschluß kommt. Durch Streckung der Kammerwand und durch den Druck des Blutes im Vorhof wird die Klappe wieder geöffnet.

Die Oeffnung der Herzkammer in den Aortenbulbus ist klein im Verhältnis zum sehr weiten Bulbus. Auf der Seite gegen das Innere des Bulbus finden wir zwei Muskelzüge, die von Wegmann als Klappen gedeutet werden. Haller bestreitet, wie ich früher ausführte, diese Ansicht.

VII. Histologie der Arterien und der Lakunen.

Vom Herzen der Rhipidoglossen und der Docoglossen geht eine Aorta ab, die sich verschieden rasch in 2 Arterien gabelt. Der Bau der Gefäße ist heute noch viel umstritten. Es scheint, daß derselbe innerhalb der verschiedenen Gruppen stark wechselt; besonders die Frage, ob ein Endothel vorhanden sei oder nicht, muß wohl bei jeder Form besonders untersucht werden. Die Muskulatur der Gefäße ist protoplasmaarm und nicht quergestreift, soweit ich das an meinen Präparaten feststellen kann. Ein Teil der Muskelfasern verläuft in der Längsrichtung der Gefäße, ein anderer Teil derselben flicht sich durch die ersteren und verliert sich im umliegenden Gewebe.

Was das Histologische der Lakunen anbetrifft, so ist nicht viel darüber zu sagen. Felix Bernard (1890) gibt auf p. 362 folgende Definition von Lakunen: „Ce sont simplement des espèces plus ou moins larges, creusés dans la substance fondamentale qu'elle que soit la nature des éléments compris dans cette dernière!" Das Lakunensystem ist besonders schön im Fuß und im Mantel der Rhipidoglossen ausgebildet. Ich beschränke daher meine

Untersuchungen auf die beiden Orte. In Bezug auf den histologischen Bau kann ich keinen Unterschied herausfinden zwischen Gefäßen und Lakunen. Ich glaube, gestützt auf viele Beobachtungen und genaue histologische Untersuchungen, behaupten zu können, daß die Gefäße nichts als große Lakunen sind, die eine bedeutende Muskelansammlung im angrenzenden Bindegewebe aufweisen. Auch bei den als Lakunen bezeichneten Blutläufen kann ich nirgends ein eigentliches Endothel feststellen, wohl aber zeichnet sich auch hier die Muskulatur dadurch aus, daß sie von einer Bindegewebsmasse umhüllt ist, deren Kerne gleiche Form und Größe haben, wie das Bindegewebe, das die Muskelfasern der Herzkammer und diejenigen der Vorhöfe umgibt.

Auf eine Erscheinung, die ich bei Trochus cinerarius immer beobachtete, möchte ich hier hinweisen. Auf einem Längsschnitt durch den Mantel zeigten sich die Lakunen regelmäßig abwechselnd blutleer und blutangefüllt.

Die Angaben über den histologischen Bau der Gefäße, wie sie Bontan im II. Band der „Zoologie descriptive“ gibt, sind unrichtig. Bontans Gewährsmann ist Bernard resp. dessen Arbeit: „Organes palléaux des Prosobranches“. Bontan schreibt p. 337 in dem oben erwähnten Werke: „Les vaisseaux sont de simples lacunes et l'on ne peut déceler la présence d'un endothélium sauf dans le cœur, l'aorte et la veine pulmonaire.“ Weder im Herzen noch in den Gefäßen von Patella läßt sich ein eigentliches Endothelium feststellen, sondern der histologische Bau ist dermaßen, wie ich denselben im Kapitel „Histologie der Herzmuskulatur“ beschrieben habe. Bernards unrichtige Angaben über den histologischen Bau der Gefäße von Trochus (p. 364) sind ebenfalls in die „Zoologie descriptive“ aufgenommen worden.

VIII. Histologie der Vorhöfe der Diotocardier.

Die Vorhöfe der Diotocardier werden wie die Außenseite der Herzkammer vom Pericardepithel überzogen. Die Muskulatur der Vorhöfe ist ebenfalls quergestreift und von Bindegewebe reichlich eingehüllt. Die Muskelzüge in den Vorhöfen sind, wie die oft angeführten Autoren angeben, miteinander verfilzt. Die Muskelfasern greifen ineinander über, wie die Fäden eines Netzes. Ich

suche dies in Fig. 9, Taf. XIX zur Darstellung zu bringen. Ich konnte nur die Hauptfasern zeichnen, da sonst ein unentwirrbares Durcheinander das Resultat gewesen wäre. Um die einzelnen Fasern besser verfolgen zu können, wählte ich verschiedene Darstellungsarten für dieselben. Zwischen den einzelnen Verbindungen hat man sich noch viele feine und feinste Fäserchen zu denken, welche die Anastomosen noch vervollkommnen, wenn ich so sagen darf. Der Grad der Verzweigung ist verschieden, was man ebenfalls aus Fig. 9, Taf. XIX ersehen kann. Bald gehen von einem Muskelbündel wenige ungleich starke Fasern ab, um sich mit einem Nachbarstrang zu vereinigen, bald sind die abzweigenden Bündel alle gleich stark. In dieser Hinsicht herrscht die denkbar größte Abwechslung. Die das Lumen des Vorhofes quer durchziehenden Fasern sind an beiden Enden baumförmig verzweigt und greifen mit ihren Aesten in die Muskulatur der Wandung. Das in Fig. 16, Taf. XX abgebildete Präparat ist ein Vorhof mit teilweise abgehobener Wand, um den Verlauf der schön geschwungenen Muskelfasern zu zeigen, von dem man sich beim Betrachten der Schnittpräparate keine Vorstellung machen kann. Der Bau des Vorhofes wird von der Pericarddrüse überkleidet, diese verleiht ihm den Anschein des Gefranstseins. Die Pericarddrüsen werde ich in einem besonderen Kapitel behandeln. Bei Fissurella und Haliotis, welche beide Kiemen bewahrt haben, stehen die Vorhöfe in Verbindung mit den Kiemen, mit den Gefäßen der Nieren und mit der Herzkammer. Abweichend von diesen Formen verhalten sich die Trochiden und die Turbiniden, indem hier nur noch ein Vorhof mit der Kieme in Verbindung bleibt. An diese Formen würden sich die Neritiden anschließen, bei denen der eine der Vorhöfe schon funktionslos geworden ist. Bei den Docoglossen existiert nur noch ein Vorhof, der aber die Funktion des Rhipidoglossenvorhofes beibehält. Auf die Histologie der Muskulatur brauche ich hier nicht mehr einzugehen, da das Nötige schon in einem früheren Kapitel gesagt wurde. Nur die Behauptung, die Simroth, wohl auf Haller gestützt, aufstellt, daß das Blut die Muskulatur direkt bespüle, möchte ich auch hier entschieden zurückweisen. In Fig. 3, Taf. XIX zeichne ich eine Muskelfaser, die dem Vorhof von Haliotis tuberculata entnommen ist, welche mir deutlich zeigt, daß das Blut oder die Lymphe nicht direkt an die Muskelfaser gelangt, sondern von dieser noch durch Bindegewebe getrennt ist.

IX. Langs Trophocöltheorie

mußte ich deshalb ein besonderes Kapitel widmen: weil diese Theorie uns das bisherige Rätsel des durchbohrten Rhipidoglossenherzens in einer allgemein befriedigenden Weise erklärt und weil die vorliegende Arbeit die erste ist, welche die Verhältnisse bei den Gastropoden auf diese Theorie hin genauer untersucht, sofern ich die Untersuchungen, die Fleure über die Haliotis tuberculata veröffentlichte, als in derselben Zeit entstandene ansehen darf.

Nach These 60 der Trophocöltheorie haben wir uns unter dem Zentralteil des Gefäßsystems einen Blutsinus vorzustellen, der den Enddarm ganz umgibt. Die Innenwand dieses Sinus wird vom Darmepithel, die Außenwand von der Muscularis der Splanchnopleura der Cölomblasen gebildet. Diese seitlich angelegten Cölomblasen stoßen über und unter dem Darm zusammen, indem sie Mesenterien bilden, die rasch resorbiert werden, so daß dann der Darm von einem Muskelrohr vollständig eingeschlossen ist. Zwischen dem Muskelrohr und dem Darmepithel liegt dann das Herzlumen. Demnach wird die Herzmuskulatur von der Splanchnopleura, die Pericardmuskulatur von der Somatopleura und die Pericardhöhle von den Hohlräumen der Cölombläschen gebildet.

Die Textfiguren zeigen uns den eben beschriebenen Vorgang. In Textfig. 1 A bei *a* sehen wir die beiden Cölombläschen *I* und *II* sich nähern, bei *b* berühren sie sich schon. In B bei *c* sind sie bereits verschwunden und bilden das Mesenterium, das bei *d* bereits resorbiert ist. Durch das Verschwinden der Mesenterien resultieren 3 ineinander geschobene Röhren, die zwischen sich geräumige Lumina lassen. Das äußerste Rohr bildet das Pericard (*P*), also hervorgegangen aus der Somatopleura (*S*). Die Pericardhöhle (*PH*) wird von der Cölomhöhle (*CH*) gebildet. Die Herzkammermuskulatur geht als Verschmelzungsprodukt der Splanchnopleura (*Sp*) der beiden Cölombläschen hervor. Das Herzlumen (*HL*) wird nach innen vom Darmepithel (*D*) begrenzt.

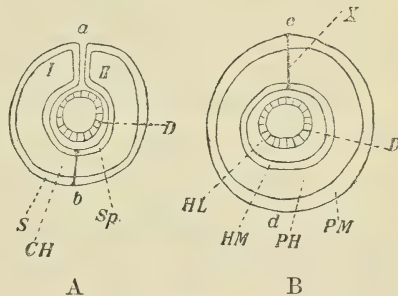


Fig. 1.

Die Tatsachen, wie ich sie aus meinen Präparaten schöpfe, stimmen mit dieser Erklärungsweise in allen Hauptpunkten über-

ein, während nur eine nebensächliche Erscheinung verschiedene Deutung zuläßt. Ich will versuchen, an Hand einer Zeichnung eines Längsschnittes durch den Trochus cinerarius das Gesagte zu erläutern. Die Reihenfolge der Schichten habe ich bereits im Kapitel „Histologie des Rhipidoglossenherzens" erwähnt und kann hier konstatieren, daß sie den Forderungen der Trophocöltheorie entspricht, wobei Darmepithel und Darmmuskulatur als einheitliche Schicht betrachtet werden müssen. Bei den Anneliden bildet in der Tat im einfachsten Falle das Darmepithel die Grenzschicht des Darmblutsinus, bei den Rhipidoglossen besitzt der Darm seine eigene Muskulatur, so daß der Blutraum also zwischen der Herzmuskulatur und dieser Muskulatur des Darmes liegt. Ueber den morphologischen Wert dieser Muskulatur, nämlich ob sie von den Cölomsäcken abzuleiten ist oder nicht, kann wohl nur die Entwickelung uns belehren. Der Ursprung dieser Muskulatur ist für die Trophocöltheorie nicht ganz gleichgültig. Dasselbe gilt für die Herkunft des Bindegewebes, das die Muskelbalken umkleidet, das ich im aufgeführten Kapitel „Histologie der Herzmuskulatur" beschrieb.

Betrachten wir in Fig. 1, Taf. XIX die Muskelstrecke *J*, so finden wir, daß sich diese in diejenigen Muskelbalken auflöst, die das Herzlumen nach allen Richtungen quer durchsetzen.

Nimmt die Strecke *J* ihren Ursprung in der Darmmuskulatur, d. h. ist sie eine Wucherung von innen nach außen, so müssen wir den ursprünglichen Darmblutsinus als Spaltraum in der Längsmuskelschicht des Darmes ansehen.

Ist die Muskelschicht *J* als Abkömmling der Cölommuskulatur nachweisbar, so müssen wir den ursprünglichen Darmblutsinus als einen Spaltraum innerhalb der Splanchnopleura betrachten. Die Strecke *J* kann ferner als Rest der Wandung eines primären Gefäßsystems aufgefaßt werden, wie es Fernandez (1905) für Tunicaten und Nemertinen annimmt, deren Muskulatur parenchymatischer Herkunft ist. Diesem primären Gefäßsystem würde dann das sekundäre, cölomatische folgen, dessen Muskulatur von der Splanchnopleura geliefert würde.

An diesem Orte möchte ich noch auf die Ansicht Simroths über das Austreten des Darmes aus dem Zentralteil eingehen oder, besser gesagt, die Ansicht zurückweisen. Wie ich früher (Neritia) schon bemerkt habe, behauptet Simroth, wenn der Darm auch die Herzkammer verlassen hätte, läge er noch immer innerhalb des Pericards. Was Simroth hierunter versteht, ist nicht ganz

klar. Er kann meinen, 1) der Darm läge in der Pericardhöhle, ohne daß seine Wandungen die innere Begrenzung des Pericards bildeten, sondern er selbst würde noch von einer Lage Pericardepithel überzogen, auf welche nach außen hin erst der Pericardhohlraum folgen würde; oder aber, 2) der Darm läge frei, d. h. ohne von einer besonderen Lage des Pericardepithels überzogen zu sein, im Pericardialraum.

Der erstere Fall würde der Trophocöltheorie keine Schwierigkeiten bieten, man hätte sich nur vorzustellen, daß derjenige Teil des splanchnischen Cölothels, welcher den Darm umgibt, keine Muskelfibrillen mehr differenzierte. Läge dagegen der Darm frei im Pericard, so müßte die Theorie erklären, was aus dem splanchnischen Cölothel geworden ist. Dieser letztere Fall kommt aber, wie mir scheinen will, gar nicht in Betracht, auch die erste mögliche Interpretation von Simroths Ansicht ist nicht genau verwirklicht, wenigstens kennt man keine Form, welche die angegebenen Verhältnisse von Darm zur Herzkammer aufweist.

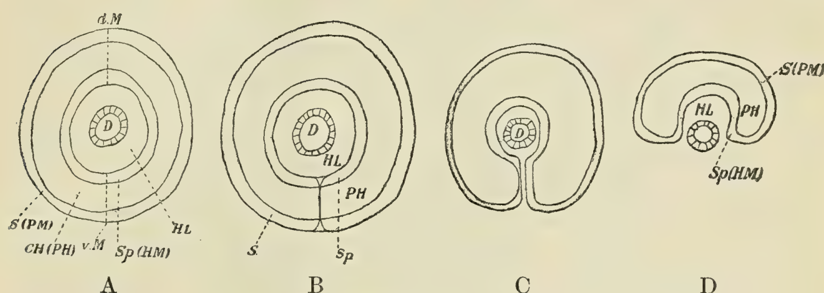


Fig. 2.

Wie ich dagegen oben ausführte, ist es beobachtete Tatsache, daß der Darm bei Neritina auf der Ventralseite nur noch von wenigen Muskelbündeln umgeben ist. Dieser tatsächliche Befund ist durch die Trophocöltheorie so zu erklären, daß die Cölomblasen dorsal vom Darm wie gewöhnlich verschmolzen sind, während sie ventral nicht mehr in demselben Maße sich vereinigen. Der endgültige Austritt aus dem Zentralteil wäre dann erfolgt, wenn die Cölomblasen ventral vom Darm nicht mehr zum Verwachsen kämen. In dem Augenblick, in dem das ventrale Mesenterium nicht mehr gebildet wird, d. h. die Splanchnopleuren nicht mehr verschmelzen, können sich auch die Somatopleuren nicht mehr schließen.

Ich darf hier, da in der Trophocöltheorie das Austreten des Darmes aus der Herzkammer nicht speziell hervorgehoben ist, den Vorgang, wie ich ihn eben geschildert habe, an einigen Textfiguren demonstrieren.

In Textfig. 2 A sehen wir die normalen Verhältnisse des Zentralteiles der Rhipidoglossen. Die beiden Mesenterien (*vM* und *dM*) sind resorbiert. In B ist nur das dorsale Mesenterium verschwunden, während das ventrale noch vorhanden ist. In C bringe ich das Stadium zur Anschauung, wo überhaupt kein ventrales Mesenterium mehr gebildet wird. In D wäre ein Stadium erreicht, wo der Zentralteil des Gefäßsystems dem Darm noch als Helm aufsitzen würde.

X. Der rudimentäre zweite Vorhof der Docoglossen.

Die Vorhöfe spielen in der Systematik und speziell bei der Namengebung der Ordnungen eine große Rolle, so daß Simroth, gestützt darauf, daß er bei den Docoglossen nur einen Vorhof findet, dieselben von den Diotocardiern losgetrennt wissen möchte. Er schreibt p. 584 in der Neubearbeitung von Bronns „Klassen und Ordnungen des Tierreiches“: „Es ist nur ein Vorhof vorhanden, so daß die Docoglossen keine Diotocardier sind.“ Fräulein Willcox gibt leider in ihrer Dissertation über Acmaea fragilis keine Zeichnung des Herzens, wir müssen uns deshalb nur an ihre Worte halten; sie schreibt: „Ein zweiter Vorhof ist nicht spurweise vorhanden.“ Felix Bernard schreibt in seiner Arbeit über Patella: „Ces animaux (Patelles) n'ont qu'une oreillette et elle est située par côté, et non en avant, comme dans le groupe suivant (Monotocardier).“ Bei diesen Tieren ist aber die Lage des Vorhofes nach Fig. 20, Taf. XXI genau dieselbe wie bei den Docoglossen, sofern Cypraea als Vertreter der Monotocardier angesehen werden darf. Auch der Arbeit Bernards fehlt eine Zeichnung des Herzens, während R. Perrier eine gute Abbildung eines Längsschnittes durch das Patellaherz in seine Arbeit „Reins des Gastéropodes“ aufnimmt. Auch für diesen Forscher existiert nur ein Vorhof.

Wohl am entschiedensten tritt Haller (1894) p. 21 für das Vorhandensein eines einzigen Vorhofes bei den Docoglossen ein. Er schreibt: „Selbst das geringste Rudiment eines rechtsseitigen Vorhofes fehlt den Monobranchen. Ich darf dies mit Entschieden-

heit behaupten, da ich anfangs der Meinung war, ein solches Rudiment müßte trotz des vollständigen Mangels einer rechten Kieme sich auffinden lassen; ähnlich etwa wie bei den Trochiden oder wenigstens bei den Cypräiden, und darum habe ich das Herz gründlich untersucht.“

Eine vergleichende Betrachtung der Vorhöfe der Rhipidoglossen, der Docoglossen und derjenigen von Cypraea haben mich zu der Ueberzeugung gebracht, daß es möglich ist, auch bei den Docoglossen den rudimentären rechten Vorhof zu erkennen und eventuell nachzuweisen, und daß sich ein allmählicher Uebergang der Herzverhältnisse der Rhipidoglossen in diejenigen der Docoglossen konstatieren läßt. Zu diesem Zwecke müssen wir allerdings die Verhältnisse, wie sie die Monocardierform Cypraea aufweist, als Mittelglied zwischen Neritina und die Docoglossen einschalten.

Ich verweise auf Fig. 19—22, Taf. XXI. Fig. 19 stellt einen Querschnitt durch das Herz von Neritina dar. Links dehnt sich der geräumige funktionsfähige Vorhof aus, während rechts von der vom Darm durchbohrten Herzkammer der rudimentäre Vorhof liegt. (Haller bestreitet diese Angabe Perriers, wie ich bei der speziellen Behandlung von Neritina bereits hervorgehoben habe.) Ich lasse diese Frage, da ich sie, gestützt auf meine Präparate, nicht beantworten kann, noch offen und beschränke mich beim Vergleiche auf Tatsachen, die ich mit eigenen Präparaten belegen kann. In Fig. 20 haben wir die Zeichnung eines Längsschnittes durch das Herz von Cypraea, in Fig. 21 einen Längsschnitt durch das Herz von Acmaea und in Fig. 22 endlich eine Zeichnung eines Längsschnittes durch das Herz von Patella, welche Zeichnung sich mit derjenigen von Perrier deckt.

Betrachten wir erst die Längsschnitte durch das Herz von Patella und Acmaea, so finden wir, daß auf eine größere Strecke Y an beiden Herzkammern die Muskulatur sehr spärlich vorhanden ist. Diese muskelarme Strecke gleicht ihrem histologischen Bau nach ganz der Vorhofwandung. Aus dieser Tatsache gewann ich allmählich die Ueberzeugung, in ihr das Rudiment des rechten Vorhofes erblicken zu müssen. Diese Ansicht befestigte sich um so mehr, als die Lage dieser dünnwandigen Partie dafür spricht. Ich äußerte die Ansicht erst Dr. Wettstein gegenüber, der dann die Liebenswürdigkeit besaß, mir eine Cypraea zu überlassen, die bekanntlich noch einen anerkannten rudimentären rechten Vorhof

besitzt. Ich war nicht wenig erstaunt, als mir die Schnitte durch dieses Tier ein Bild lieferten, welches zeigt, wie die Herzkammermuskulatur auf den rechten Vorhof hinüberwuchert. Die Präparate von Cypraea zeigen deutlicher als diejenigen der Docoglossen, wie die Muskulatur der Herzkammern direkt hinüberzieht in die Wandung des rudimentären Vorhofes. Diese Tatsache, nur in einem vorgerückteren Stadium, läßt sich an den entsprechenden Stellen an den Herzen der Patelliden und der Acmäiden wiedererkennen. Ich verheimliche mir die Unterschiede in der Art des Verschwindens der Vorhöfe bei Cypraea und den Docoglossen nicht. Mir scheint, daß bei den Cypräiden gewissermaßen ein Wettstreit um den Vorhof entsteht zwischen den Herzmuskeln und dem Gewebe, das unter dem Pericard liegt, und dies letztere trägt den Sieg davon; denn schon auf dem heute erreichten Stadium ist der rudimentäre Vorhof nicht mehr vom Pericard umgeben, sondern er wird vom umgebenden Gewebe in Anspruch genommen, wie dies Fig. 20 zeigt. Aus diesem Grunde könnte man vielleicht diesen rudimentären Vorhof der Cypraeidae in Abrede stellen. Trotz dieses Bedenkens erachte auch ich diesen Bestandteil als rudimentären Vorhof; denn es sind gerade die Vorhöfe, die so mannigfachen Veränderungen unterworfen sind. Während aber bei Cypraea das anliegende Gewebe den Sieg davonträgt, hat bei den Docoglossen die Herzkammermuskulatur den Vorhof ganz umzingelt und ihn der Herzkammer einverleibt. Die Verwachsungsstelle der Herzkammer mit dem Pericard, heute als Mesocardium angesehen, ist aber nur der ehemalige Uebergang des Vorhofes ins Pericard, allerdings heute viel muskulöser geworden. — Aus Fig. 21 sehen wir, daß bei Acmaea die Wucherung der Herzmuskulatur weiter fortgeschritten ist, aber dennoch noch nicht in dem Maße wie bei Patella, wo es den Eindruck erregt, als wäre die Herzkammer von Anfang an mit dem Pericard verwachsen gewesen. Cypraea zeigt uns also das primäre Verhalten, daß nämlich die Herzkammer nicht mit dem Pericard verwachsen ist. Dies ist eine Erscheinung, die uns zu den Rhipidoglossen hinüberführt, bei welchen die Muskulatur der Herzkammer des Pericards und des Darmes, alle nur an einer resp. zwei Stellen, ineinander übergehen. Diese Stellen sind die Ursprungsstellen des Herzens (wenn ich so sagen darf), Fig. 18, Taf. XX.

Vergleichen wir nun noch Fig. 19 und 20 oder also Nerita und Cypraea, so finden wir einerseits allerdings noch große Unterschiede, vor allem, daß bei Neritina die Herzkammer vom Darm

durchbohrt ist. Eventuell zeigen sich Unterschiede in der Zahl der Vorhöfe, sofern man nämlich die Ansicht Hallers annimmt. Auf der anderen Seite finden wir aber doch eine gewisse Uebereinstimmung, welche die beiden Herzen in mancher Beziehung als einander nahestehend erkennen läßt.

Als erstes gemeinsames Merkmal ist die gleiche Anordnung der Muskulatur zu nennen, die bei Nerita lange nicht mehr so scharf in Ring- und Längsmuskeln zerfällt, wie dies bei den Rhipidoglossen der Fall ist. Als ein zweites gemeinsames Merkmal ist die birnförmige Gestalt der Herzkammer zu erwähnen, und als drittes und wohl wichtigstes füge ich hinzu die gleiche Klappenform. Beide Tiere haben beim Uebergang des Vorhofes in die Herzkammer die röhrige Herzklappe der Docoglossen. Um den Vergleich der Tiere zu Ende zu führen, erübrigt nur noch, die Neritiden mit den echten Rhipidoglossen zu vergleichen. Es zeigen sich dabei naturgemäß diejenigen Unterschiede, welche Neritina zur Uebergangsform wenigstens bezüglich der Herzverhältnisse der Rhipidoglossen zu denjenigen der Docoglossen machen. Bei den echten Rhipidoglossen liegt der Darm im Zentrum der Herzkammer, bei den Neritidae liegt er exzentrisch. Die Folge dieser veränderten Darmlage bedingt für Nerita eine andere Klappenform. Bei den Rhipidoglossen haben wir eine deutliche Längsmuskelschicht und eine Ringmuskelschicht; bei den Neritiden ist die Ringmuskelschicht im Schwinden begriffen. Ferner muß ich hier auf den Kiemenbau hinweisen. Neritina besitzt eine Kieme, die derjenigen der Acmäiden gleicht.

Fasse ich das Gesagte kurz zusammen, so glaube ich den Beweis erbracht zu haben für folgende Ergebnisse:

Es läßt sich ein allmählicher Uebergang von den Herzverhältnissen der Rhipidoglossen zu denjenigen der Docoglossen konstatieren, welch letztere noch nachweisbare Reste eines rechten Vorhofes aufweisen. Um den Uebergang der Herzverhältnisse übersichtlicher zu machen, müssen wir in dieser Frage wenigstens die zu den Monotocardiern gezählte Cypraea als Bindeglied zwischen die Docoglossen und die Neritiden stellen.

Es lautet dann die Reihe in tabellarischer Uebersicht:

Rhipidoglossen: Herz vom Darm zentral durchbohrt. 2 funktionierende Vorhöfe. Vorhofklappen lamellenförmig zu beiden Seiten des Darmes gelegen.

Ring- und Längsmuskulatur der Herzkammern ungefähr gleich stark entwickelt.

Neritina: Herz vom Darm exzentrisch durchbohrt, ein, event. 2 Vorhöfe funktionierend (?), Vorhofklappe röhrenförmig. Ringmuskulatur im Schwinden. Vorwiegen der Längsmuskulatur der Herzkammer.

Cypraea: Herz vom Darm nicht mehr durchbohrt, ein Vorhof funktionierend. Spuren des zweiten noch nachweisbar. Klappe röhrenförmig. Ausschließlich Längsmuskulatur.

Docoglossen: Herz vom Darm nicht mehr durchbohrt, ein Vorhof funktionierend. Spuren des zweiten noch nachweisbar. Klappe röhrenförmig. Ausschließlich Längsmuskulatur.

XI. Pericardialdrüsen bei den Rhipidoglossen.

Grobben bezeichnete das im Pericard des Lamellibranchierherzens entwickelte Drüsengewebe als Pericardialdrüse und überträgt diesen Namen auf die entsprechenden Gebilde auf den Vorhöfen der Gastropoden. Wegmann, Perrier und Haller befaßten sich ebenfalls mit den Pericardialdrüsen.

Die Ansicht Wegmanns, daß die Pericardialdrüsen bei den Gastropoden innerhalb des Vorhofes liegen, wird von Perrier als unrichtig zurückgewiesen. Perrier sagt auf p. 113: „Wegmann les a décrites comme tapissant intérieurement l'oreillette, et comme destinées à former les globules du sang. Il n'en est rien, elles sont bien nettement à l'extérieur et le produit de leur sécrétion s'écoule dans le péricarde et de là à l'extérieur.“ Dennoch sind Wegmanns Beobachtungen nicht kurzer Hand abzuweisen, denn auch Grobben sieht die Vorhofwand als Bildner der Drüsen an: „Sie sind von der zarten, von einem Netzwerk von Muskeln durchzogenen Vorhofwand gebildet und gegen den Pericardialraum mit einem Plattenepithel überdeckt, dessen die Kerne enthaltenden Zellteile, je nachdem sich die Atrien im dilatierten oder kontrahierten Zustande befinden, mehr oder weniger buckelförmig vorragen.“ Meine Befunde stimmen mit dem Gesagten, wie mir scheinen will, teilweise überein. Das Plattenepithel, wie es Grobben beschreibt, deckt sich mit dem Plattenepithel des Vorhofes gegen das Pericard, doch erregen meine Schnittpräparate

den Anschein, als ob das Pericardepithel nur den Anfang des Drüsengewebes überzieht, während an den eigentlichen Drüsenlappen dies Epithel nicht zu eruieren ist. Das Pericardepithel würde in diesem Falle als drüsenbildendes Gewebe angesehen werden müssen und nicht die eigentliche Vorhofswand.

Ich mache diese Angaben mit allem Vorbehalt, da ich hoffe, weitere Untersuchungen anschließen zu können.

Oeffnen wir das Pericard eines Diotocardierherzens, so finden wir die Oberfläche des Vorhofes zierlich gefranst (Fig. 16, Taf. XX). Mit der Lupe angesehen, finden wir den Vorhofrand in kleine Lappen ausgezogen, die sich ihrerseits wieder in noch kleinere Läppchen teilen. Ueber den histologischen Bau der Drüsen ist folgendes zu sagen: Die Zellenform variiert sehr, meist ist sie langgestreckt-cylindrisch, bisweilen sind die Zellen rundlich. Die rundlichen Zellen weisen sehr oft einen getrübten Inhalt auf, der durch seine matte Färbung von dem wasserhellen Plasma der Cylinderzellen auffällt. Die Zellkerne sind meist rund, bisweilen langgestreckt. Im Zellinhalt liegen neben den Kernen kleine Körnchen, wie sie Grobben, Perrier und andere Forscher beschrieben haben. Grobben sagt in seiner Arbeit über Pericardialdrüsen bei Gastropoden: „Die kleinen rötlichen oder gelblichen Körnchen, welche zuweilen im Zellinhalte anzutreffen sind, können bei der Frage der Konkrementbildung nicht in Betracht kommen.“ Die Gründe zu dieser Annahme verschweigt der Forscher. Ich neige mich mit Perrier zu der Ansicht hin, daß es sich hier um Exkretkörnchen handelt. Ich komme auf diese Körnchen bei der Behandlung der linken Niere zu sprechen, in welchem Organ wir dem Anschein nach dieselben Körnchen antreffen.

Einverstanden erkläre ich mich mit Grobben, wenn er der Pericardialdrüse als Hauptaufgabe die Wasserabscheidung zuschreibt, und acceptiere auch seine indirekten Beweise bezüglich der Wimpertrichterverhältnisse, und ich möchte hier an die oben erwähnten rundlichen Zellen erinnern, deren Inhalt trüb erscheint.

Bestätigen sich die oben gemachten Angaben über den Ursprung des Drüsengewebes, so hätten wir es mit einem wirklichen Pericardialgebilde zu tun, und es würde Wegmanns Ansicht, als wäre die Drüse ein blutbildendes Organ, schon aus diesem Grunde fraglich erscheinen. Aber auch andere Gründe sprechen gegen Wegmanns Auffassung von der Pericardialdrüse als Blutbildungsstätte. Ich kann trotz spezifischer Kernfärbungen (Safranin, Eisenhämatoxylin) und eifrigen Suchens keine Kernteilungsfiguren finden.

Der Vollständigkeit wegen seien hier die Resultate der Untersuchungen Kowalewskys angeführt. Dieser Forscher hoffte, durch Fütterung von Karmin die Bedeutung der Pericardialdrüsen zu ergründen. Während bei Lamellibranchiaten sich die Pericardialdrüsen mit den Farbstoffen anfüllen, trat diese Erscheinung bei den Gastropoden nicht ein, oder dann nur sehr undeutlich. Trotz dieser negativen Resultate Kowalewskys hält Grobben aus den oben erwähnten Gründen an der exkretorischen Tätigkeit der Pericardialdrüsen auch bei Gastropoden fest.

XII. Die linke Niere der Rhipidoglossen.

Die Untersuchungen über die Pericardialdrüse, die Pericardflüssigkeit und die Nierentrichter, deren gut entwickelte Ausbildung Grobben zu seiner Auffassung der Pericardialdrüsen bei den Gastropoden führte, zwangen mich, auch dieses Organ einer histologischen Untersuchung zu unterziehen. Eingehend mit diesem Organ beschäftigten sich v. Jhering (1877), Haller (1886) und Perrier (1889). Schon v. Jhering bezeichnete dieses Organ als eine Niere. Haller belegt es seiner Genese wegen 1886 mit dem Namen Papillargang und berichtet zugleich, daß dieser Papillargang schon von v. Jhering richtig beobachtet, aber falsch gedeutet worden sei. Ich lasse v. Jhering selbst zum Worte kommen; p. 604 schreibt er von Haliotis: „Durch die linke Oeffnung gelangt man in einen kleinen Sack, welcher dadurch ein eigentümliches Aussehen besitzt, daß seine Wand nicht mit dem bekannten schwammigen Netzwerk wie das Bojanussche Organ der rechten Seite überzogen ist, sondern eine Menge von isolierten Zapfen und Falten trägt.“ Ich muß gestehen, daß diese Beschreibung den Tatsachen entspricht, während diejenige Hallers, in der die Papillen als traubenförmige Zotten mit Stiel erscheinen, wie er sie in Fig. 23 darstellt, unrichtig ist. Perrier bekämpft diese Angaben und Zeichnungen Hallers und gibt die Resultate seiner eigenen Untersuchungen, die an Exaktheit der Beobachtung und in der Wiedergabe des Gesehenen durch Zeichnungen bedeutend besser sind als diejenigen Hallers. Perriers Beobachtungen an lebenden Papillen sind besonders wertvoll. Wenn ich auch Perriers Zeichnungen, die er nach Schnitten herstellte, nicht als vollgültig anerkennen kann, so scheint mir doch seine Beschreibung der lebenden Papille durchaus zutreffend. Perrier scheint die Papillen, die er

zu Schnittpräparaten verwendete, nicht gut fixiert zu haben, sonst würden sie ihm im toten Zustande das nämliche Bild geliefert haben wie die lebenden Papillen, von denen er sagt: „Elle se présente vers l'extérieur comme mamelonnée et divisée par des incisures profondes en nombreux lobes cohérents par leur partie inférieure.“ Es ist leicht möglich, Papillen zu fixieren, die dieses Aussehen beibehalten. Ich fixierte Turbo rugosus mit Pikrin-Essigsäure etwa 16 Stunden lang und führte sie dann ganz allmählich durch die Farbe (Boraxkarmin und Pikrin) in die höheren Alkohole. Beschleunigt man die Ueberführung von einer Flüssigkeit in die andere, so tritt eine Veränderung der Zellen ein, und man erhält Zerrbilder wie dasjenige, das PERRIER von seiner Papille gibt.

Papillen, von denen mit großer Vorsicht Dauerpräparate hergestellt werden, liefern ein Bild, wie ich es durch Fig. 10, Taf. XX wiedergebe. Fig. 10 derselben Tafel zeigt uns, wie sich die Papillen der linken Niere gruppieren, d. h. die ganze Innenwand ist dicht besetzt mit Papillen, die Papillen sind nicht traubenförmig verzweigt, sondern es sind unverzweigte Zapfen. Wohl sehen wir becherförmige Vertiefungen, deren Zellen in regelmäßiger Anordnung stehen und dadurch ein sehr zierliches Aussehen erhalten. Durch diese Vertiefungen aber entsteht niemals ein Bild, wie es HALLER in seiner Arbeit über marine Rhipidoglossen (1896) darbietet, sondern, wie v. JHERING sagt, die Papille gleicht einem Zapfen. Fig. 11 gibt uns ein Bild eines Querschnittes durch eine Papille nahe dem freien Ende, wo das spongiöse Grundgewebe noch weniger von den becherförmigen Vertiefungen durchsetzt ist als am Papillenursprung. Außen liegt das Epithel. Im Zentrum finden wir einen Kanal, der sich verästelt. Zwischen dem Epithel und dem Kanal liegt ein Bindegewebe. Das eben Gesagte zeigt sich noch deutlicher in Fig. 14, die einen Längsschnitt durch eine Papille darstellt. HALLERS Darstellung dieses Organs widerspricht den Tatsachen, wie ich sie aus Schnitt- und Uebersichtspräparaten erkenne. Wir sehen im zentral gelegenen Kanal Blutkörperchen in koaguliertem Serum liegen. Wir bemerken ferner in der bindegewebigen Grundmasse Epithelzellen; diese rühren von den becherförmigen Vertiefungen her. Auch hier kann ich manchen Beweis erbringen, daß der zentrale Blutkanal sich verzweigt. Unterziehen wir nun die großen rundlichen Epithelzellen einem genauen histologischem Studium, so finden wir einen großen rundlichen Kern mit viel chromatischer Substanz. Neben diesem Zellkern finden

sich oft bis 10 kleine Körnchen vor, die eine gelbliche Farbe besitzen und von länglicher Gestalt sind. HALLER zeichnet diese Epithelzellen als mit langen Cilien versehen. PERRIER findet nur ein kurzes Wimperkleid. An meinen Schnittpräparaten, die ich aus vorzüglich konserviertem Material herstellte, kann ich trotz sehr starker Vergrößerung keine Cilien finden. Trotzdem ich Eisenfärbung anwandte und mit 900-facher Vergrößerung arbeitete, will ich doch nicht an den Angaben PERRIERS zweifeln, denn dieser Forscher beobachtete die lebende Papille, und möglicherweise werden die „cils courts et nombreux" erst durch ihre Bewegung sichtbar.

Den oben erwähnten kleinen Körnchen, die in kleinen Gruppen beisammen stehen, schenkte ich mit Herrn FLEURE zusammen einige Aufmerksamkeit. Wir unterzogen sie einer Reihe von chemischen Reaktionen. Da uns nur noch lebende Trochiden zur Verfügung standen, beschränkten wir unsere Untersuchungen auf Trochus cinerarius.

1) Eine frische Papille wird mit schwacher Essigsäure behandelt. Das schwammige Gewebe wird klar und die kleinen Körnchen treten deutlicher hervor. Sie bilden Gruppen, wie ich sie in Fig. 12, Taf. XX darstellte, und haben eine Größe bis 0,02 mm.

2) Die klare Papille wird mit stärkerer Essigsäure versetzt. Beim Erwärmen lösen sich die Körnchen teilweise.

3) Eine frische Papille wird mit dem MILLONschen Reagens behandelt. Eine Färbung der Körnchen konnte nicht beobachtet werden.

4) Eine frische Papille wird mit Salpetersäure (auch Salzsäure) behandelt. Mit schwacher Säure tritt keine Reaktion ein, wohl aber mit konzentrierten Säuren beim Erwärmen. Die Körnchen und das Gewebe verschwinden.

5) Eine frische Papille wird mit Kalilauge behandelt, dabei lösen sich die Körnchen auf.

6) Eine frische Papille wird mit Pepsinlösung (dann eine Spur HCl) behandelt. Die Lösung wirkt langsam ein. Nach kurzer Zeit quellen die Körnchen auf und werden schließlich unsichtbar.

Die Reaktionen wurden beständig unterm Mikroskop vorgenommen und beobachtet. Sie zeigen, daß die Körnchen albuminoider Natur sein können. Es tritt nun die Frage in den Vordergrund: wohin kommen und woher stammen diese Körnchen? PERRIER beobachtete die Körnchen an der lebenden Papille, und es scheint mir sehr wichtig, daß er konstatieren konnte, daß sie ins Blut

übergehen und von diesem fortgetragen werden. p. 110 (1889) schreibt er: „Ces sortes de cristalloïdes sont entraînés par le courant sanguin et j'ai pu les voir plusieurs fois, sur des tissus vivants et encore contractiles se mouvoir avec le sang contenu dans la papille sous l'influence des contractions de celle-ci.“ Perrier zieht nun hieraus den Schluß, daß die linke Niere einem doppelten Zweck diene. Einerseits sei sie Exkretionsorgan, andererseits ein Reservebehälter. Danach würde das Blut diese Körperchen erst an die linke Niere abgeben (wohl bei Nahrungsüberfluß), um sie dann wieder bei geeigneter Zeit zurückzuziehen (Nahrungsmangel).

Ich möchte die Herkunft dieser Körnchen in der linken Niere anderswo suchen, und ich bringe dabei die linke Niere mit der Pericardialdrüse in Zusammenhang. Wie früher schon mitgeteilt, haben Perrier, Grobben und andere Forscher dem Aussehen nach gleiche Körnchen in den Pericardialdrüsen der Vorhöfe gesehen und beschrieben. Ich argumentiere nun folgendermaßen, wenn ich auch den Vorgang nicht direkt beobachten konnte: Die kleinen Körnchen in den Pericardialdrüsen sind Zerfallsprodukte von Blutkörperchen und enthalten demnach noch Nährstoffe. Die Zerfallsprodukte gelangen durch die Pericardialdrüsen in die Pericardflüssigkeit. Das Pericard treibt die Flüssigkeit durch den linken Nierentrichter in die linke Niere, und hier werden Flüssigkeit und Körnchen einer Filtration unterworfen und die noch brauchbaren Bestandteile durch die Papillen der linken Niere aufgenommen und dann dem Blute neuerdings übergeben.

Die Gründe, die mich diese Auffassung von der linken Niere gewinnen lassen, sind folgende:

1) die gleiche Form, Größe und Farbe der Körnchen der linken Niere und der Pericardialdrüsen;

2) die gute Entwickelung des linken Nierentrichters als Transportweg;

3) der wegen der beschriebenen Papille zu Filtrationszwecken sehr geeignete Bau der linken Niere.

XIII. Zur Lehre von den Nervenendigungen in der Herzkammer und in den Vorhöfen.

Dogiel veröffentlichte 1877 eine Arbeit über Nieren und Muskulatur einiger Mollusken. Besondere Aufmerksamkeit lenkt Dogiel den Nervenendigungen im Herzen von Pecten maximus.

Er glaubt, in großen birnförmigen Zellen die der Muscularis anliegenden Ganglienzellen gefunden zu haben, und erklärt deren Vorhandensein notwendig, um sich angestellte Experimente mit dem Induktionsstrom zu erklären (Einfluß auf Diastole und Systole). In demselben Jahre ruft Dogiels Arbeit schon eine Rechtfertigung einer früher veröffentlichen Arbeit von Forster und Smith hervor. Diese beiden Autoren machen Front gegen Dogiels Auffassung, indem sie ihre bereits gemachten Angaben erhärten und sich zugleich auf Untersuchungen von Francis Darwin stützen. Forster und Smith experimentieren hauptsächlich mit Helix pomatia und aspera und kommen zu dem Schluß: jeder Herzteil funktioniert automatisch und kann durch intermittierenden Strom inhibiert werden. Zur Erklärung dieser Erscheinung bedürfen die Forscher keiner Ganglienzellen, sondern sie bekennen sich zu der Theorie von Heidenhain, daß Spannung alle Molekularveränderungen einer Muskelfaser vermehrt, oder aber, daß vermehrter Blutzufluß zum Vorhof die Herzschläge verhältnismäßig vermehrt.

1884 erschienen Hallers oft erwähnte Untersuchungen über marine Rhipidoglossen. Haller beschäftigte sich besonders mit Haliotis, Turbo, Trochus und Fissurella. Er wies die Auffassung Forsters und Smiths als ungerechtfertigt gegenüber Dogiel zurück und demonstriert auf Taf. VI, Fig. 21—24 Ganglienzellen aus dem Vorhof resp. aus der Herzkammer von Fissurella costaria. Haller setzt sich zwar trotzdem in Widerspruch mit Dogiel, indem er die Ganglienzellen als multipolar sieht und zeichnet, während Dogiel für Pecten maximus die Ganglienzellen als apolar bezeichnet. Ich lasse Haller am besten selber sprechen; p. 72 der zitierten Abhandlung schreibt er: „Es findet sich in der Herzwand, teilweise auf der Herzmuskulatur, teilweise mit Muskelbündeln verflochten, ein Netzwerk nervöser Natur, dessen Knotenpunkte tri- bis quadripolare Zellen einnehmen. Letztere können sich dann mit größeren bipolaren Ganglienzellen verbinden, deren Protoplasmafortsätze in je einem Muskelkern endigen.“ An diese Darstellung knüpft Haller die Vermutung, daß es sich bei den Vertebraten ähnlich verhalten werde.

Die oben erwähnten Angaben, besonders diejenigen Hallers, veranlassen mich, die Herzen der Diotocardier in Hinsicht auf nervöse Elemente zu prüfen. Ich untersuchte speziell Haliotis tuberculata und Trochus cinerarius, da ich besonders letztere Form jederzeit leicht lebend erhalten konnte und sich die Trochiden

ihres geringen Anspruches auf Meerwasser wegen wochenlang im Aquarium halten lassen.

Ich führte Methylenblaufärbungen intra vitam und nach Bethe durch; ebenso behandelte ich eine ganze Anzahl von Tieren nach den Methoden von Golgi (langsame und rasche Methode). Auch die Alkohol-Essigsäure-Terpentin-Methode von Viallane wurde angewandt. Endlich arbeitete ich längere Zeit nach Apáthy mit Goldchlorid.

Ich muß bekennen, daß es mir trotz monatelangen gewissenhaften Arbeitens nicht gelungen ist, mit irgend welcher Methode spezifisches Nervengewebe oder Nervenendigungen zu konstatieren. Weder auf Ausbreitungspräparaten noch auf Schnitten konnte ich Zellen auffinden, die sich als Ganglienzellen zu erkennen geben. Damit will ich aber nicht sagen, daß ich die von Haller als Ganglienzellen beschriebenen Zellen nicht auch gefunden hätte; denn diese zeigen sich sehr deutlich bei der Eisenhämatoxylinfärbung nach Heidenhain; aber auch die Boraxkarminfärbung genügt, um die Zellen leicht sichtbar zu machen. Was Haller berechtigt, diese Zellen für Ganglienzellen zu erklären, sehe ich nicht ein, um so weniger, als es mir nie gelungen ist, die Zellfortsätze als an Muskelkernen endigend aufzufinden, noch deren fibrilläre Beschaffenheit zu eruieren. Die birnförmige Gestalt der Zelle kann doch nicht als charakteristisches Merkmal für Ganglienzellen angesehen werden, besonders dann nicht, wenn man erst das Deckglas etwas verschieben muß (wie Haller p. 69 angibt), um den Zellen die von Dogiel verlangte Birnform aufzuzwingen. Das haufenweise Vorkommen dieser Zellen will mir nicht recht den Eindruck machen, als seien sie Nervenendigungen. Die Zellenfortsätze und die birnförmige Gestalt der Zellen dürfen wohl nicht als genügendes Charakteristikum von „Ganglienzellen“ angesehen werden. Die Angabe Hallers, daß die Zellfortsätze an Muskelkerne herantreten und da enden, verliert wohl an Wert, wenn man sich vergegenwärtigt, daß Haller in der Muskulatur der Herzkammer Bindegewebskerne mit Muskelkernen verwechselte (siehe unter Kapitel: Histologie der Herzmuskulatur). Danach würden die Zellfortsätze au Bindegewebskerne endigen, was wohl nicht dem Zwecke der Ganglienzellen entspricht.

Im Jahre 1883, also im Jahre vor der Veröffentlichung von Hallers Arbeit, erschien eine Abhandlung von Brock, betitelt: „Untersuchungen über die interstitiellen Bindesubstanzen der

Mollusken". Dogiel konnte diese Arbeit nicht kennen; aber jedenfalls hätte Haller nach genauerem Studium dieser vortrefflichen und umfangreichen Untersuchung die von ihm als Ganglienzellen beschriebenen Zellen als interstitielles Bindegewebe erkennen müssen; denn ein kurzer Vergleich der Figuren 22, 23, 24 der Hallerschen Arbeit mit den Figuren 2, 3 A, 7, 9 zeigt sofort, daß beide Autoren gleiches Zellgewebe zur Darstellung bringen wollen. Es läßt sich an Hand meiner Präparate konstatieren, daß die Zeichnungen, die Brock von den Bindegewebszellen der Leibeshöhlenwand gibt, genau übereinstimmen mit denjenigen Zellen, wie ich sie in den Vorhöfen und in der Herzkammer vorfinde. Nur ein Merkmal, das Haller den Ganglienzellen einräumt, konnte ich nicht finden, es ist dies das Vorhandensein von bräunlichgelben Zelleinschlüssen. Zelleinschlüsse kann ich nur in jenen Bindegewebszellen sehen, die an jener Stelle vorkommen, wo die Pericard-, Herz- und Darmmuskulatur voneinander abzweigen. Fig. 4, Taf. XIX zeigt einen Muskelzug, den ich aus dem Vorhof von Haliotis tub. isolierte und nachher mit Hämatoxylin färbte, bevor ich ihn in Glycerin einschloß. Wir sehen die mannigfachen Anastomosen der Fasern und auf und zwischen ihnen die Kerne des Bindegewebes. Fig. 3, Taf. XIX zeigt uns ein Stück derselben Muskelfaser bei stärkerer Vergrößerung. Die quergestreiften Muskelfibrillen liegen im Bindegewebe eingebettet. Die Zellen *R* sind Bindegewebszellen, die durch ihre besondere Größe und Durchsichtigkeit auffallen. Ich vermute, daß diese Bindegewebszellen im Glycerin etwas gequollen sind. An manchen Stellen dieses und anderer Präparate konnte ich Zellen auffinden, wie ich sie in derselben Figur zeichnete und mit dem Buchstaben *G* belegte. Sie unterscheiden sich von den oben genannten Bindegewebszellen erstens durch ihre bedeutend geringere Größe, zweitens weisen sie auch zwei Fortsätze auf, welche aber keine fibrilläre Struktur besitzen. Bei Zelle G_1, G_2 sehen wir den einen Fortsatz entzwei gerissen, während der andere sich zwischen den Muskelfibrillen verliert. Die normale Lage dieser Zellen sehen wir bei G_3, d. h. die Fortsätze dieser Zellen verlieren sich zwischen den benachbarten Muskelfasern [1]).

---

1) Zweifelsohne hat Gibson 1887 im Vorhof von Patella ebenfalls bipolare Zellen beobachtet, die sich mit denjenigen, die ich im Vorhof von Haliotis tuberculata und Fissurella costaria feststellen konnte, decken.

Ich glaubte anfänglich, in diesen Zellen die vielgesuchten Ganglienzellen gefunden zu haben, und es war gerade deren Lage zu den Muskelfasern, die mich scheinbar zu dieser Annahme berechtigte. Als ich aber diese Zellen verglich mit solchen der Brockschen Untersuchung über Bindegewebe der Körperwand, so mußte ich dieselben als einander durchaus entsprechend als Bindegewebszellen erkennen. Ich stellte neue Untersuchungen an, aber alle verliefen resultatlos, d. h. die Zellen färbten sich als Bindegewebe und zeigten keine Fibrillen.

Gestützt auf meine Untersuchungen, muß ich mich jenen Forschern ausschließen, denen es bis zur Stunde noch nicht gelungen ist, mit Sicherheit Ganglienzellen im Herzen der Diotocardier nachzuweisen. Ob wir in jenen Zellen am Ende doch Ganglienzellen erblicken müssen, daß also unsere vorläufigen Nervenfärbungen noch nicht zuverlässig genug sind — die Beantwortung dieser Frage bleibt dahingestellt.

XIV. Zusammenfassung.

Die Diotocardier weisen im anatomischen Bau ihrer Herzen bedeutende Verschiedenheiten auf, so daß auch von diesem Gesichtspunkt aus ihre Trennung in Rhipidoglossen und Docoglossen gerechtfertigt erscheint.

Die Rhipidoglossen weisen eine vom Enddarm durchbohrte Herzkammer auf. Sie besitzen 2 Vorhöfe, die in ihrer Größe und in ihrer Lage zur Herzkammer verschieden sein können. Die Vorhöfe können durch Lamellenklappen gegen die Herzkammer verschlossen werden. Während die Vorhöfe dünnwandig und muskelarm sind, zeigt die Herzkammerwand konstant eine dreifache Schichtung ihrer massigen Muskulatur. Zu äußerst gegen das Pericard finden wir eine Ringmuskelschicht, dieser folgt eine Lage Längsmuskeln, und innerhalb dieser finden wir Muskelzüge, die das Herzlumen quer durchziehen.

Die Docoglossen besitzen eine Herzkammer, die vom Enddarm nicht mehr durchbohrt ist. Es ist nur noch ein funktioneller Vorhof, der linke, vorhanden, der durch eine Röhrenklappe verschlossen werden kann. Der histologische Bau des Vorhofes entspricht demjenigen der Vorhöfe der Rhipidoglossen. Die Ringmuskelschicht der Herzkammer ist verschwunden, es beteiligen sich an ihrem Bau nur die Längsmuskelfasern und die das Lumen quer durchziehenden Muskelzüge.

Es lassen sich noch Spuren des rechten Vorhofes nachweisen, so daß also auch aus diesem Grunde die Docoglossen zu den Diotocardiern gezählt werden müssen.

Während bei den Rhipidoglossen die Herzkammer direkt in die Aorta übergeht, kommt es bei den Docoglossen zur Bildung eines Bulbus arteriosus, der immer außerhalb des Pericards liegt.

Neritina bildet einen direkten Uebergang mit Bezug auf die Herzverhältnisse der Rhipidoglossen zu denjenigen der Docoglossen, indem wir Neritina als eine Docoglossenform mit durchbohrter Herzkammer oder aber als Rhipidoglossenform mit Docoglossenkieme und Docoglossenherzklappe bezeichnen können und mit exzentrischer Lage des Darmes innerhalb der Herzkammer.

Die Trophocöltheorie erklärt uns die Erscheinung der durchbohrten Herzkammer, indem sie deren Bildung aus zweiseitigen Cölomblasen, die über und unter dem Darm miteinander verschmelzen, annimmt. An Hand der Trophocöltheorie läßt sich auch die Erscheinung des Austretens des Darmes aus der Herzkammer bei Nerita auf eine einleuchtende Art und Weise erklären.

Der histologische Bau der Elemente des Herzens und der Gefäße bleibt bei den Rhipidoglossen und den Docoglossen der nämliche. Die Muskulatur ist quergestreift und von Bindegewebe umgeben. Die Muskulatur des Darmes ist nicht quergestreift, auch nicht in dem Teil, der die Herzkammer durchzieht. Die Muskelverhältnisse sind im Vorhof und in der Herzkammer dieselben. Die Kerne sind oval und zeigen eine bestimmte Anordnung der chromatischen Substanz. Die Muskulatur der Gefäße ist nicht quergestreift, sofern wir vom Bulbus arteriosus der Docoglossen absehen, wohl aber läßt sich auch an ihr das Bindegewebe nachweisen.

Ein eigentliches Endothel läßt sich weder im Zentralteil des Gefäßsystems nachweisen, noch in den Lakunen.

Die Vorhöfe der Rhipidoglossen zeigen Pericarddrüsenbildung. Die Drüsen stehen im Dienst der Sekretion. Sie zeigen in ihrem Zelleninhalt kleine stabförmige Kriställchen. In den Epithelzellen der linken Niere finden sich eiweißhaltige Kriställchen, die in Form und Größe mit denjenigen in den Pericardialdrüsen übereinstimmen.

Ganglienzellen konnte ich mittelst der Nervenfärbungsmethode nicht nachweisen, dagegen konstatiere ich im Herzen Zellen, die

konstant zwei Fortsätze besitzen. Diese bipolaren Zellen können ihrer Lage zu den Muskelfasern wegen vielleicht als Ganglienzellen gedeutet werden, doch muß ich hervorheben, daß die spezifischen Nervenreaktionen negativ ausfielen; es ist mir nicht gelungen, Neurofibrillen aufzufinden.

Die vorliegende Arbeit wurde im Laboratorium der zürcherischen Universität auf Anregung von Herrn Prof. LANG ausgeführt. Meinen verehrten Lehrern, Herrn Prof. LANG und Herrn Prof. HESCHELER, bin ich für ihren trefflichen Rat herzlich dankbar. Herrn Prof. LANG bin ich noch ganz besonders zu Dank verpflichtet, da er mir die Möglichkeit verschaffte, mich längere Zeit an der Zoologischen Station in Neapel aufzuhalten.

Meinem hochverehrten Gönner Herrn E. H. BRANDT sage ich auch an dieser Stelle meinen innigsten Dank.

XV. Literaturverzeichnis.

1859 Lacaze-Duthiers, Mémoire sur le système nerveux de l'Halilide. Ann. Scienc. nat., Zoologie, Sér. 4, T. XII.

1877 Forster, F., Beitrag zur Kenntnis der Bindesubstanzen bei Avertebraten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XIV, Bonn 1877.

1877 Dogiel, Joh., Die Muskeln und Nerven des Herzens bei einigen Mollusken. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XIV, Bonn 1877.

1877 Forster, M., u. Smith, A. G., Die Muskeln und Nerven des Herzens bei einigen Mollusken. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XIV, Bonn 1877.

1877 Jhering, H. v., Zur Morphologie der Niere der sogenannten Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXIX.

1883 Brock, J., Untersuchungen über die interstitiellen Bindesubstanzen bei Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXIX.

1883 Lankester, R., Mollusca. Encyclopaedia britannica, Ed. 9, Vol. XVI.

1884 Haller, Béla, Untersuchungen über marine Rhipidoglossen. I. Morph. Jahrb., Bd. IX.

1886 — Beiträge zur Kenntnis der linken Niere der Prosobranchier. Morph. Jahrb., Bd. XI.

1887 Gibson, Anatomy and physiology of Patella vulgata. Part 1. Anatomy, Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. XXXII.

1888 Wegmann, H., Notes sur l'organisation de la Patella vulgata. Recueil zoologique Suisse, Sér. 1, T. IV.

1889 Perrier, Remy, Rein des Gastéropodes Prosobranches. Ann. Scienc. nat., Zoologie, Sér. 7, T. VIII.

1889 Brock, F., Zur Neurologie der Prosobranchier. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLVIII.

1890 Bernard, Félix, Organes palléaux des Prosobranches. Ann. Scienc. nat., Zoologie, Sér. 7, T. IX.

1891 Grobben, Carl, Die Pericardialdrüsen der Gastropoden. Arbeiten aus dem Zoolog. Institut Wien, Bd. IX.

1891 Knoll, Ph., Ueber protoplasmaarme und protoplasmareiche Muskulatur. Denkschriften der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften, Wien.

1892 Wackwitz, Julius, Beiträge zur Histologie der Molluskenmuskulatur, speziell der Heteropoden und der Pteropoden. Zoolog. Beiträge von A. Schneider, Bd. III.

1894 Haller, Béla, Studien über docoglosse und rhipidoglosse Prosobranchier, Leipzig, Wilhelm Engelmann.
1898 Willcox, M. A., Zur Anatomie von Acmaea fragilis Chemnitz. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXXII.
1899 Pelseneer, P., Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaiques. Mémoires couronnés et Mémoires des Savants étrangers, publiés par l'Académie Royale des Sciences, des Lettres et des beaux Arts de Belgique.
1900 Lang, A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. Erste Lieferung: Mollusca, neu bearbeitet von Prof. Dr. K. Hescheler, Jena, Gustav Fischer.
1900 Boutan, Zoologie descriptive, T. II, Paris, Octave Doin.
1902 Simroth, H., Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Molluska, Bd. III, Leipzig 1902.
1902 Thiele, Die systematische Stellung der Solenogastren und die Phylogenie der Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXII.
1903 Lang, Arnold, Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXXVIII.
1903 Davis and Fleure, Patella. L. M. B. C. Memoirs on typical british marine plants and animals, London.
1904 Fleure, Herbert, Zur Anatomie und Phylogenie von Haliotis. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXXIX.
1904 Fleure, H. S., On the evolution of topographical relations among the Docoglossa. Trans. of the Linnean Society of London.
1905 Fernandez, M., Zur mikroskopischen Anatomie des Blutgefäßsystems der Tunicaten. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. XXXIX.

XVI. Erklärungen der Figuren.

Tafel XIX.

Fig. 1. Querschnitt durch Trochus cinerarius. *DL* Darmlumen, *HL* Herzlumen, *HK* Herzkammermuskulatur, *RM* Ringmuskelschicht, *LM* Längsmuskelschicht, *QM* querlaufende Muskelfasern, *PH* Pericardhöhle, *V* Vorhof, *De* Darmepithel, *drm* Darmringmuskelschicht, *dlm* Darmlängsmuskulatur, *IB* interstitielles Bindegewebe, *RN* rechte Niere, *NK* Nierenkanal, *Lb* Leberzellen, *G* Gonaden, *Y* Muskel fraglicher Herkunft.

Fig. 2. Ausbreitungspräparat der Herzkammer von Trochus cinerarius. *RM* Ringmuskulatur, *LM* Längsmuskelschicht, *QM* querlaufende Muskelbündel.

Fig. 3. Muskulatur aus dem Vorhof von Haliotis tuberculata. *B* Bindegewebszellen, *BK* Bindegewebskerne, *MK* Muskelkerne, *G* bipolare Bindegewebszellen (Ganglienzellen). 900 : 1.

Fig. 4. Muskulatur aus dem Vorhof von Haliotis tuberculata. 300 : 1.

Fig. 5. Querschnitt durch die Herzkammer und den Anfang der Aorta bei Trochus cinerarius. *PH* Pericardhöhle, *PE* Pericardepithel, das die Außenseite der Herzkammer überzieht, *HL* Herzlumen, *A* Aorta, *AKL* Aortenklappe, *DL* Darmlumen, *IB* interstitielles Bindegewebe, *DE* Darmepithel.

Fig. 6. Uebersichtsbild von Fissurella costaria nach dem Entfernen der Schale.

Fig. 7. Fissurella costaria. *K* Kopf, *T* Tentakel, *Km* Kieme, *P* Pericard, *V* Vorhof, *H* Herzkammer, *Ms* Mantelrand, *L* Leber, *D* Darm, *M* Magen, *G* Gonaden, *ML* Mantelloch, *G* Kiemenganglion, *Vn* Nervenstränge, die vom Kiemenganglion zu den Vorhöfen führen sollen (nach Haller eingezeichnet), *AG* zuführendes, *ZG* abführendes Kiemengefäß.

Fig. 8. Längsschnitt durch Fissurella costaria. *F* Fuß, *G* Gonaden, *Lb* Leber, *M* Magen, *PH* Pericardhöhle, *HK* Herzkammer, *Ma* Mantel, *Mr* Mantelrand, *MH* Mantelhöhle, *D* Darm, die Herzkammer „durchbohrend“, *Zk* Zungenknorpel, *K* Kopf, *R* Radulaausschnitt.

Fig. 9. Muskulatur aus dem Vorhof von Haliotis (Ausbreitungspräparat), die innige Verfilzung der einzelnen Fasern darstellend.

Tafel XX.

Fig. 10. Ausschnitt aus der linken Niere (Uebersichtsbild) von Turbo rugosus.

Fig. 11. Querschnitt durch eine Papille der linken Niere von Turbo rugosus. *E* Epithel, *C* zentraler Blutkanal, *SG* schwammiges Gewebe.

Fig. 12. Querschnitt durch eine becherförmige Vertiefung (600 : 1). *SG* schwammiges Gewebe, *EK* Epithelkern, *K* gelbliche albumoide Kriställchen innerhalb der Epithelzellen, *O* Oeffnung der becherförmigen Vertiefung nach außen.

Fig. 13. Einzelne Papille von Turbo rugosus. *B* becherförmige Vertiefungen, vom Epithel ausgekleidet.

Fig. 14. Längsschnitt durch eine Papille der linken Niere von Turbo rugosus. *E* Epithelzellen, *C* zentraler Blutkanal, *SG* schwammiges Gewebe mit eingestreuten Epithelzellen, die von becherförmigen Vertiefungen herstammen.

Fig. 15. Querschnitt durch das Herz von Trochus cinerarius. *MH* Mantelhöhle, *IB* interstitielles Bindegewebe, *DL* Darmlumen, *DE* Darmepithel, *DM* Darmmuskulatur, *HK* Herzkammer, *PEi* inneres Perikardepithel, *PEa* äußeres Perikardepithel, *PH* Pericardhöhle, *VH* Vorhof, *PM* Pericardmuskulatur, *RPG* Renopericardialgang, *LN* linke Niere.

Fig. 16. Vorhof von Haliotis tuberculata. Vorhofwand teilweise entfernt. *MF* Muskelfasern, *PD* Pericarddrüsen.

Fig. 17. Längsschnitt durch das Herz von Fissurella costaria, nicht median geführt. *HyD* Hypobranchialdrüsen, *MH* Mantelhöhle, *PH* Pericardhöhle, *VH* Vorhof, *HK* Herzkammer, *Aa* Aorta, *HA* Hallerscher Bulbus arteriosus, *AKl* Aortenklappe, *D* Darm, *PEi* inneres Pericardepithel, *PEä* äußeres Pericardepithel.

Fig. 18. Medianer Längsschnitt durch das Herz von Fissurella costaria. *ED* Enddarm, *DE* Darmepithel, *rm* Darmringmuskelschicht, *rl* Darmlängsmuskulatur, *HK* Herzkammer, *PEi* inneres Pericardepithel, *PEä* äußeres Pericardepithel, *PH* Pericardhöhle, *HL* Herzlumen.

Tafel XXI.

Fig. 19. Querschnitt durch das Herz von Neritina. *D* Darm, *Y* (nach Moquin Tandon und Haller Aorta) rudimentärer Vorhof (Perrier), *HK* Herzkammer, *Hkl* Herzklappe, *VH* Vorhof, *PH* Pericardhöhle.

Fig. 20. Längsschnitt durch das Herz von Cypraea. *rVH* rudimentärer Vorhof.

Fig. 21. Längsschnitt durch das Herz von Acmaea. *Ba* Bulbus arteriosus, *Y* Rudiment des rechten Vorhofes.

Fig. 22. Längsschnitt durch das Herz von Patella vulgata. *D* Darm, *VH* Vorhof, *HK* Herzkammer, *PH* Pericardhöhle.

Fig. 23. Muskelfaser aus dem Vorhof von Trochus cinerarius. *BG* Bindegewebe, *ZG* sogen. Ganglienzelle.

Fig. 24. Längsschnitt durch das Herz von Patella vulgata. *PH* Pericardhöhle, *VH* Vorhof, *Hkl* Herzklappe, *HK* Herzkammer, *Ba* Bulbus arteriosus.

Fig. 25. Längsschnitt durch das Herz von Acmaea virginea. Bezeichnungen wie in der vorigen Figur.

Fig. 26. Längsschnitt durch das Herz von Patella vulgata. Bezeichnungen wie in Fig. 24.

Fig. 27. Herzkammermuskulatur von Patella vulgata. *QS* Querstreifung, *MK* Muskelkern.

Fig. 28. Herzkammermuskulatur von Turbo rugosus. *Q* breite, dunkle Schicht, *J* helle Schicht, *Z* schmale, dunkle Schicht (ROLETTsche Formeln).

Fig. 29. Längsschnitt durch die sogen. rudimentäre Kieme von Tubo rugosus (HALLER). *DrE* Drüsenepithel, *Bb* Blutbahnen.

Fig. 30. Querschnitt (schematisiert) von Trochus cinerarius. *P* Pericardwandung, *VH* Vorhof, *HK* Herzkammer, *Hkl* Herzklappe, *DE* Darmepithel, *DL* Darmlnmen.

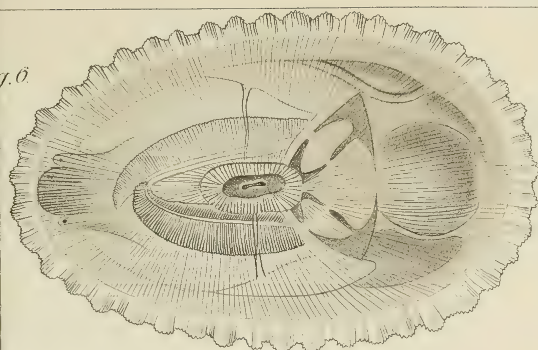
Fig. 31. Astralium imperator (Uebersichtsbild). *R* Rüssel, *ED* Enddarm, *K* Kieme, *rK* sogen. rudimentäre Kieme (Hypobranchialdrüse), *HyD* Hypobranchialdrüse, *RN* rechte Niere, *LN* linke Niere, *P* Perikard, *Lb* Leber.

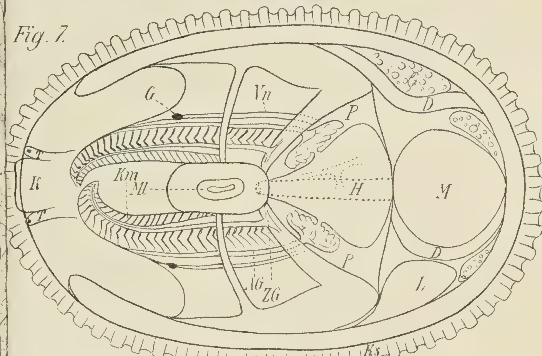
Fig. 32. Mantelausschnitt von Turbo rugosus. *ED* Enddarm, *RN* rechte Niere, *LN* linke Niere, *HyD* Hypobranchialdrüse, *K* Kieme, *rK* sogen. rudimentäre Kieme (HALLER).

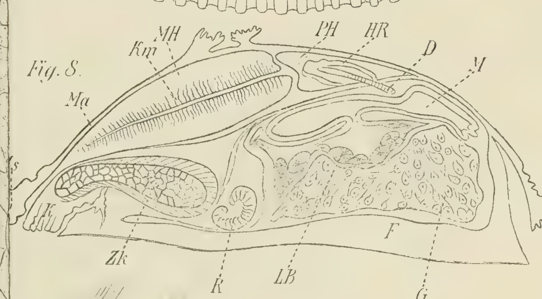
Fig. 33. Muskulatur aus der Herzkammer von Trochus cinerarius. *BK* Bindegewebskerne, *MK* Muskelkerne.

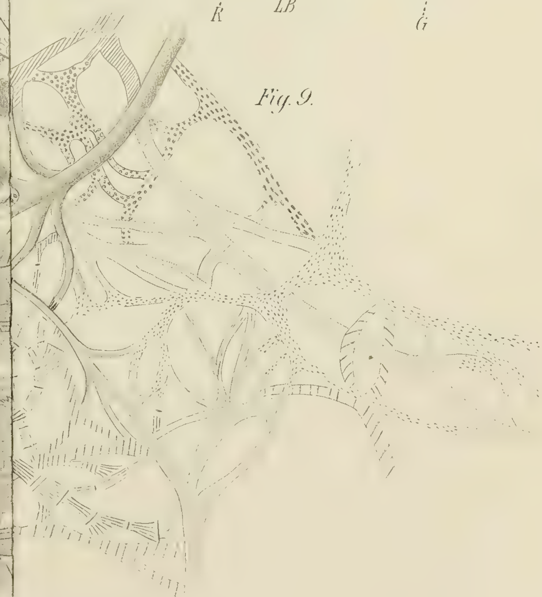
Fig. 34. Muskulatur aus dem Herzen von Haliotis tuberculata. Die Querstreifung deutlich zeigend, die Muskelkerne noch überfärbt.









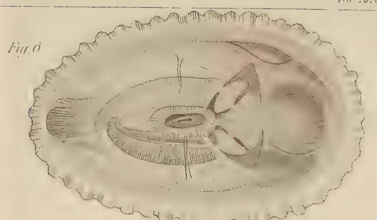




Spillmann del. Lithographie v. E. Schaal, Jena.







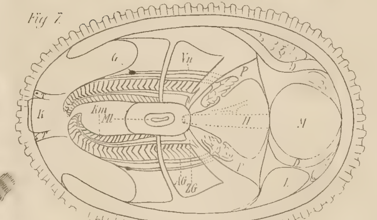




Fig 2

RM

LM

OM

Fig 5

PH

PE

HK

IB

DL

A

IB

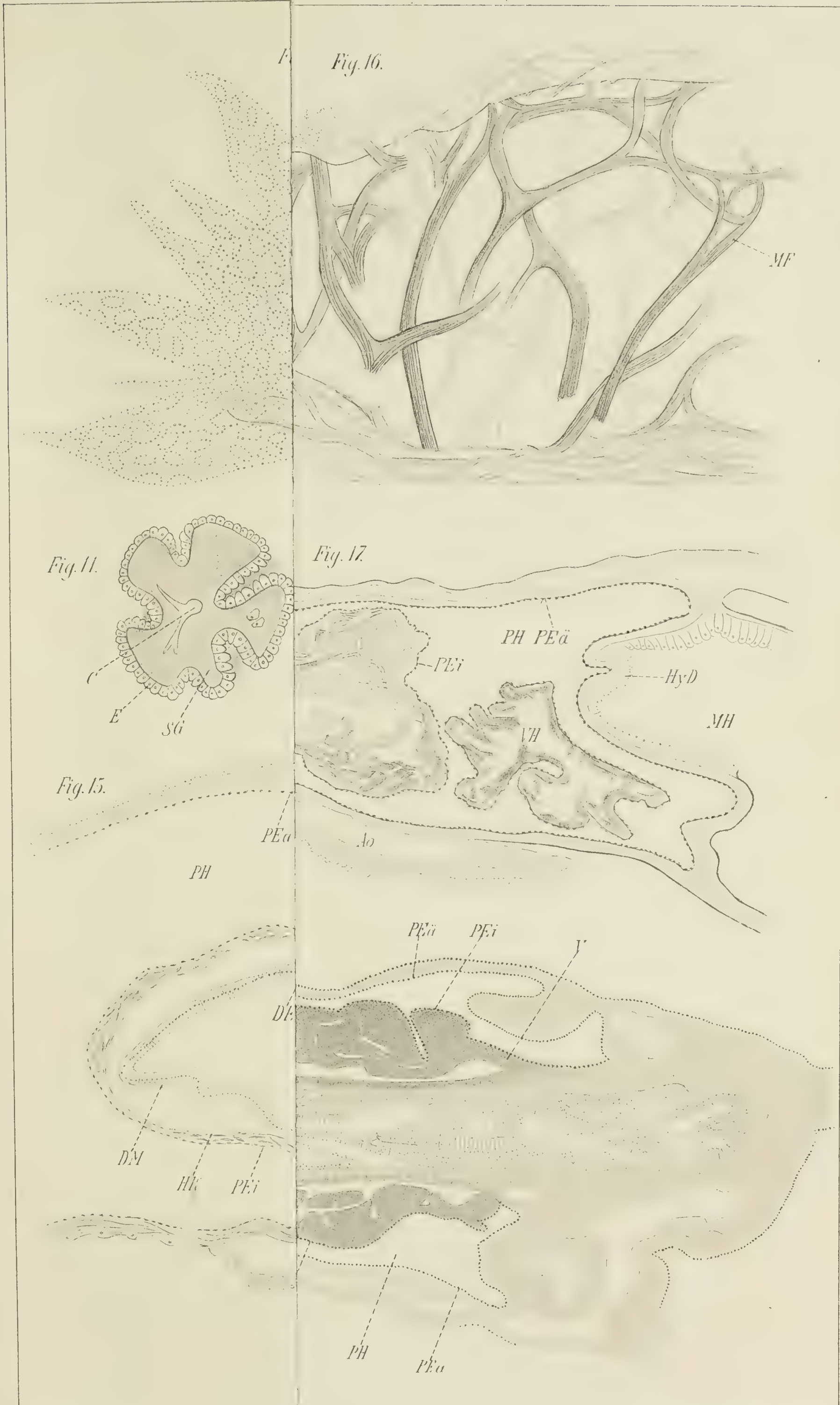
DE

Fig 9

Spillmann del.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lithographie v. E. Schaal Jena.


Fig. 16.
MF
Fig. 11.
C
E
SG
Fig. 17.
PH PEä
PEi
HyD
MH
VH
Fig. 15.
PEa
Ao
PH
PEä
PEi
V
DE
DM
HE
PEi
PH
PEa

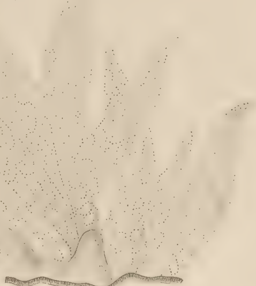

Fig 10.


Fig 13
B


Fig 14.
E
C
So


Fig 16
PD
MF

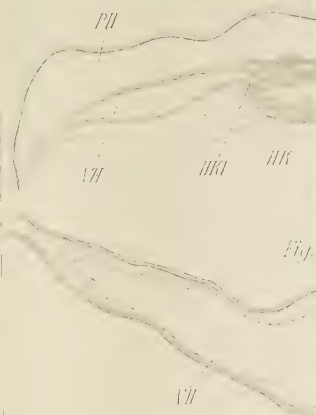

Fig 11
C
E
SG

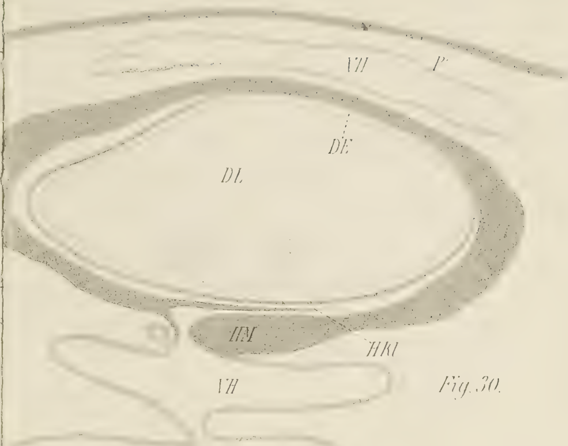

Fig. 12
SG
O
EK


Fig 15
PEa
PH
VH
MH
PM
DE
DM
HK
PEi
RPG
IB

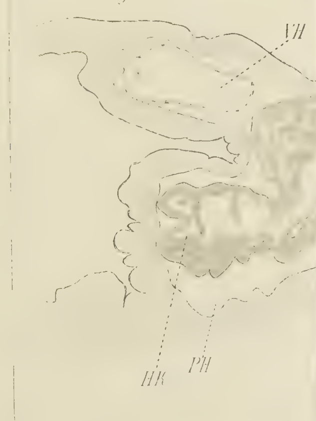

Fig 17
PH PEa
PEi
HyD
HK
VH
MH
D
HA
AKI

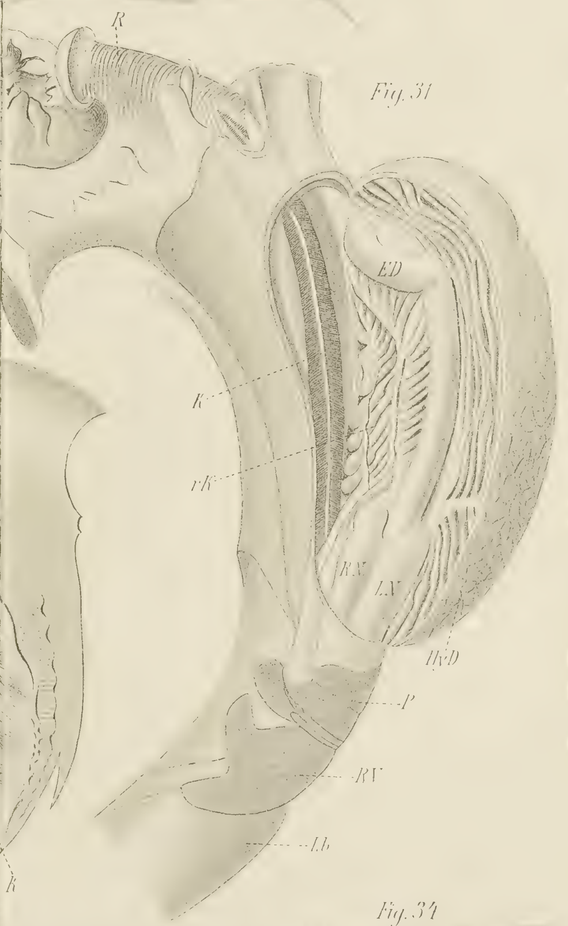

Fig 18.
PEa
PEi
V
HL
DE
DE
Ed
HK
PEi
PH
PEa


PH
VH
HKl
HK
VH


VH
P
DE
DL
HM
HKl
VH
Fig. 30.


VH


Fig. 22.
VH
HK
PH


R
Fig. 31
ED
K
rK
RN
LN
HvD
P
RV
Lb
R

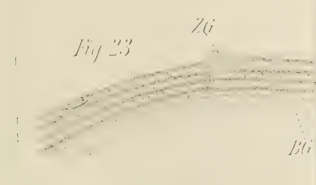

ZG
Fig. 23
EG
MK
Fig. 34

Fig. 19 Fig. 24 Fig. 30 Fig. 25 Fig. 31 Fig. 21 Fig. 32 Fig. 26 Fig. 29 Fig. 27 Fig. 23 Fig. 28 Fig. 33 Fig. 34

Ueber die Kolbenzellen in der Epidermis der Fische; ihre Form, Verteilung, Entstehung und Bedeutung.

Von

Mieczyslaw Oxner aus Ruda-Guzowska (Russ.-Polen).

Hierzu Tafel XXII—XXVI und 1 Figur im Text.

Literaturangaben über frühere Untersuchungen.

Eine der ersten und ausführlichsten Untersuchungen über die Haut der Fische wurde von Leydig (1850) gemacht. Leydig untersuchte die Haut einiger Süßwasserfische (Perca fluv., Acerina cernua, Cottus gobio, Cyprinus, Tinca chrys., Gobio fluv., Abramis brama, Leuciscus, Cobytis barb., Esox lucius, Lota vulg., Anguilla vulg.) und fand, was uns zunächst interessiert, daß außer den gewöhnlichen Epidermiszellen bei allen Fischen, besonders bei den schlüpfrigen (Tinca, Cottus, Lota etc.), sich noch Zellen vorfinden, welche er „Schleimzellen“ nannte. „Die kleinsten übertreffen die gewöhnlichen Oberhautzellen nur um weniges im Umfang; die größten aber, wie sie beim Aal, Tinca, Lota etc. gesehen werden, sind große, mit einem feinkörnigen oder auch ganz hellen Inhalt versehene Blasen“ (p. 2). Die letzteren sollen mit einem zähen Fluidum gefüllt sein. Am größten (0,05 mm) sollen sie bei Lota, am kleinsten (0,012 mm) beim Hecht sein. Im übrigen teilt Leydig noch die alte Ansicht von Agassiz und Vogt (1845, p. 107) über die schleimige Beschaffenheit der Fischepidermis. „Die Oberhaut der Fische“, sagt er, „ist also glatt und schleimig nicht durch ein besonderes Drüsensekret, welches sich über dieselbe ausbreitet, wie etwa die Hautschmiere aus den Talgdrüsen beim Menschen, sondern sie ist durch die Beschaffenheit ihrer Oberhautzellen selber schleimig, oder mit anderen Worten, die Oberhaut selber ist der Schleim“ (p. 3). Kölliker (1857) erwähnt unter anderem in seiner Abhandlung, daß in der Haut von Ammocoetes sich große Zellen mit einem oder 2 Kernen finden, und identifiziert sie mit den Leydigschen (vergl. oben) „Schleimzellen“. Erst M. Schultze

(1861) trennte die zwei Arten von „Schleimzellen“ voneinander. Die „großen mit hellem Inhalt versehenen Blasen“ nannte er kolbenförmige Zellen. Er untersuchte die Form und Struktur der Kolbenzellen bei Petromyzon und berichtigt die Angaben über ihre Lage in der Epidermis, die von Kölliker unzutreffend beschrieben wurde. Nach M. Schultze bestehen diese ovalen, langgestreckten Zellen aus einem stark lichtbrechenden homogenen Plasma und besitzen in ihrem Inneren einen oder 2 Kerne, umgeben von einem Klümpchen feinkörnigen Plasmas, welches sich öfters in der Längsrichtung der Zelle fadenförmig verjüngt. Bei Konservierung mit Spiritus (meiner Erfahrung nach bringt Alkohol die Kolben stets zur Schrumpfung) tritt eine unregelmäßige (!) konzentrische Streifung des oberen aufgetriebenen Teiles (Kopf) der Zelle hervor. Nach Kaliumbichromat-Fixierung tritt dagegen eine deutliche Querstreifung des Halses hervor. M. Schultze untersuchte nun die Kolbenzellen im polarisierten Lichte und fand, daß die Querstreifung durch abwechselnde Schichtung von einfach- und doppeltlichtbrechender Substanz bedingt wird. Dieses Verhalten der Kolben veranlaßte M. Schultze zu der Annahme, daß die Kolben keine einzelligen Drüsen (Leydig, Kölliker), sondern vielmehr den Muskelfibrillen homologe Bildungen seien, die jedoch auf embryonaler Stufe der Entwickelung sich befinden. Andererseits sollen die Kolben zugleich „Endgebilde der Hautnervenfasern“ sein. Die direkte Verbindung der Nervenfasern mit den Kolben hat er nicht feststellen können. H. Müller (1864) beschreibt und zeichnet (Fig. 1) in der Haut von Petromyzon eine ganze Reihe von Kolben, welche einen allmählichen Uebergang von den jüngsten zu den ältesten Stadien vorstellen soll. „Ganz in der Tiefe der Epidermis sitzen mit verhältnismäßig breiter Basis auf der Cutis Zellen, welche als junge Kolben bereits mit Sicherheit zu erkennen sind durch ihre Breite, durch eine ganz helle Kuppel gegen die freie Seite der Epidermis, mit 2 bläschenförmigen Kernen darin, endlich durch das starke Lichtbrechungsvermögen des Basalteiles . . . Diese Zellen wachsen nun anfänglich in die Breite und Höhe, wobei die Basis noch beträchtlich breiter ist als die Kuppel. Nach und nach überwiegt die Höhe immer mehr über die Breite“ (p. 44). „Endlich an manchen . . . Zellen ist das der Cutis zugekehrte Ende vollkommen scharf abgerundet und von derselben entfernt. Der Zwischenraum zwischen dem unteren Ende und der Cutis kann bis zur Hälfte der ganzen Dicke der Epidermis betragen“ (p. 45). Ueber den Ursprung der Kolbenzellen sagt Müller weiter: „Ein

Eindringen der Kolben von der Cutis her muß sehr unwahrscheinlich genannt werden, ... wenn auch die früheste Entwickelung aus gewöhnlichen Epidermiszellen noch nicht nachgewiesen ist" (p. 51). Müller betrachtet die Kolbenzellen als „eigentümliche Epidermiszellen, vorläufig unklarer Funktion". Die große Mannigfaltigkeit in Zahl, Form und Lage der Kolbenzellen veranlaßt Müller zu der Vermutung, daß man es hier mit einer „Abstoßung der Gebilde mit oder ohne Wiederersatz" zu tun hat (p. 44). F. E. Schulze (1867) stellte eine genaue Untersuchung der Epidermis an 15 Fischarten an. Bei den von ihm untersuchten Ganoiden (Accipenser) und einigen Teleostiern (Acanthopteri) fand er keine Kolben. Dagegen bei manchen anderen Teleostiern (Physostomi) und Cyclostomen waren die Kolben in großer Zahl vorhanden. Aus den trefflichen Untersuchungen Schulzes ergibt sich, daß die Kolben membranlos sind und eine zäh- oder dickflüssige Konsistenz besitzen. Betreffend der Form der Kolben bei Petromyzon stimmt F. E. Schulze der Beschreibung von M. Schultze und Müller zu. Bei Petromyzon fluv. sollen die Kolbenzellen in Bezug auf ihre äußere Form im allgemeinen typisch und wenig variierend sein. Bei den Physostomen dagegen sollen sehr mannigfache und verschiedene Modifikationen vorkommen: „Viele (Kolben) sind ganz kugelig, andere zeigen verschmälerte halsartige Fortsätze, welche bald stumpf oder quer abgestutzt, bald in eine oder mehrere Spitzen ausgezogen sind" (p. 157). Die Kolben der verschiedenen Fischarten differieren in der Durchschnittsgröße nur unerheblich. Die Kolben der Physostomen unterscheiden sich in ihrem Bau, Lage und Stellungsverhältnissen erheblich von denjenigen von Petromyzon und Anguilla. Von den Kolbenzellen, die abgerundet sind und ganz dicht unter der freien Oberfläche der Epidermis liegen, sagt F. E. Schulze, daß „wohl kein Zweifel darüber bestehen kann, daß sie beim Ausfallen einer darüberliegenden Zelle selbst auf die Oberfläche des Fisches gelangen" (p. 160). Die Verteilung der Kolben ist durchaus keine gleichmäßige. In gewissen Regionen der Haut fehlen sie vollständig, so z. B. bei Petromyzon fluv. auf der Lippe und der Bauchkante; sehr dicht stehen sie in der Kopfhaut. Ueber die Funktion der Kolben äußert sich F. E. Schulze in der Weise, daß sie „mit den Zellen unserer Hauttalgdrüsen" vergleichbar sind. „Bei dieser Auffassung würde selbst aus der Querstreifung und dem wahrscheinlichen Zusammenhange mit Nervenfasern gefolgerte muskulöse Beschaffenheit der Kolben von Petromyzon fluv. sich leicht verstehen lassen durch die Annahme, daß dieselben unter

dem Nerveneinflusse eine zeitweise Entleerung jener Hohlräume durch aktive Kontraktion bewerkstelligen“ (p. 161).

Jetzt folgen wieder zwei Arbeiten, die sich aber ausschließlich auf Cylostomen beziehen; ich möchte sie deswegen nur ganz kurz besprechen, weil ich, wegen Mangels an frischem Cyclostomenmaterial, nicht in der Lage war, an demselben eigene Untersuchungen anzustellen. P. Langerhans (1873) sagt auf Grund seiner Untersuchungen, daß er niemals beim kleinen Neunauge einen Kolben die Oberfläche habe erreichen sehen und daß er somit die Möglichkeit einer sekretorischen Funktion dieser rätselhaften Elemente nicht verstehe. Weiter erwähnt er, daß die Kolbenzellen nach Behandlung mit Salpetersäure dieselbe Schichtung annehmen, wie sie Max Schultze (1861) von der Alkoholwirkung beschreibt. Die Kolben des Aales sollen diese Erscheinung nicht zeigen (p. 15). A. Foettinger (1873) beschreibt in seiner ausführlichen Arbeit die Kolbenzellen der Cyclostomen folgendermaßen: „Les cellules en massue présentent une grande variété de formes; tantôt elles sont en contact avec le derme, tantôt elles en sont plus ou moins éloignées. Dans ces cas elles sont encore entièrement plongées dans l’épiderme, ou bien elles en sont déjà à moitié sorties; on voit enfin qui sont entièrement étalées à la surface de l’épiderme“ (p. 604). Und weiter führt er aus: „ . . . une massue est d’autant plus avancée en âge qu’elle est plus loin du derme“ (p. 616). Ueber die von Max Schultze an den Kolben beobachtete Querstreifung schreibt Foettinger: „J’ai rarement constaté cette striation transversale et je ne l’ai vue que sur des préparations au liquide de Müller; . . . . mais par ce réactif les massues s’altèrent beaucoup . . . .“ (p. 619). Foettinger ist nicht der Meinung, daß die Kolbenzellen Drüsenzellen im Sinne von F. E. Schulze (1867) seien, d. h., daß sie ein in ihrem Innern gebildetes Sekret nach außen ausscheiden; „la massue entière ou tout au moins la partie qui se colore en jaune par le picrocarminate d’ammoniaque est éliminée“ (p. 629). Die Kolbenzellen sollen ganz eigenartige Drüsen darstellen: „La glande arrivée à son complet développement est toute entière rejetée au dehors avec le produit sécrété qu’elle renferme. Quant au but que doit remplir ce produit arrivé à la surface de la peau, je n’ai pu me faire aucune conviction à ce sujet, et c’est une question qui reste encore en suspens“ (p. 629). F. Leydig (1879) untersuchte nun wieder die Epidermis von Lota vulg. in Bezug auf die Kolben. Er ist zu sehr eigentümlichen Resultaten gekommen.

Die Kolben beständen aus einer feinen Hülle, die sich unter Umständen weit abheben läßt. Sie kommt vom Fuß des Kolbens, welcher, den noch protoplasmatischen, der Kern bergenden Zellleib darstellend, von feingranulöser Beschaffenheit ist. Den Hauptteil des Kolbens macht die weiche, sehr aufquellbare Innensubstanz aus. Frisch von wasserklarem Aussehen, wird sie unter Einfluß von Reagentien äußerst feinkörnig getrübt. Die Innensubstanz bildet als Ganzes einen Körper von eiförmigem Umriß. Ferner ist noch zu unterscheiden eine dritte Substanz, die als Käppchen dem Gipfel des Innenkörpers aufsitzt. Das Käppchen ist stark lichtbrechend, homogen und wahrscheinlich durch Umbildung von dem Innenkörper abgeschieden. Durch den Besitz eines protoplasmatischen, den Kern enthaltenden Fußes weisen die Kolben deutlich auf Schleimzellen hin; wobei dann die gallertige Innensubstanz des bauchigen Teiles dem Sekretraum samt Inhalt der Becherzelle entsprechen würde (p. 12 und 18). Ich habe nun zu verschiedenen Jahreszeiten mehrere Exemplare von Lota vulgaris und Lota molva untersucht und bin zu etwas anderen Resultaten, die ich weiter unten ausführlich beschreiben werde, gekommen. Einstweilen möchte ich nur bemerken, daß ich nie in den Kolben von Lota entweder einen Kern oder ein „Käppchen“ gefunden habe. Das Käppchen, welches, wie aus Leydigs Zeichnungen hervorgeht, eine sehr regelmäßige Struktur hat, glaube ich nicht auf Schrumpfung bei der Fixierung zurückführen zu können. Was aber den Fuß mit dem Kern anbetrifft (vgl. die Fig. 16 von Leydig), so bin ich sehr geneigt, ihn unter die unterhalb des Kolbens liegenden zylindrischen Epidermiszellen mit ihren Kernen einzureihen. G. Fritsch (1886, 1887) liefert einige neue Beiträge zu unseren Kenntnissen vom Bau der Kolbenzellen. Er untersuchte gelegentlich die Kolbenzellen von Malopterurus electricus und fand, daß, während bei Silurus glanis die Kolben, nach F. E. Schulze (1867), einkernig sind, „beim Zitterwels, wie beim Neunauge, jeder normal gebildete Kolben ausnahmslos Zwillingskerne führt. Die beiden Kerne erscheinen durchaus gleichwertig, bläschenförmig mit Kerngerüst und deutlichem Kernkörperchen“ (p. 419). Weder Querstreifung (M. Schultze), noch lamellöser Bau (Foettinger) des Zellprotoplasmas wurde hier beobachtet. Die Gestalt der Zelle unterliegt großen Schwankungen, was Fritsch auf „besondere Phasen der Entwickelung“ zurückführt. Der verschmälerte Hals der Zelle sitzt niemals auf dem Corium breit auf. „Die Differenzierung des Protoplasmas steht jedenfalls im Zu-

sammenhange mit der Funktion der Zellen; während es im Hals unterhalb der Zwillingskerne grobkörnig erscheint, entwickelt sich oberhalb derselben ein mit klarem Inhalt erfüllter Raum, der eine ganz ungleiche Ausdehnung zeigt . . . (p. 419). Das feinkörnige Protoplasma, welches den helleren Raum oben umgibt, zeigt girandollenartig ausgebreitete stärker färbbare Partikelchen eingesprengt. . . . Niemals wurde eine wohlerhaltene Zelle mit einer Oeffnung des inneren Raumes nach dem kolbigen Ende zu beobachtet" (p. 420). Wenn die innere Spannung zu groß geworden ist, platzt wahrscheinlich die Zelle, und der flüssige Inhalt wird auf diese Weise entleert; der Rest der Zelle soll dann wahrscheinlich zu Grunde gehen. „Die Möglichkeit ist aber nicht ausgeschlossen, daß noch lebensfähige Kolben mit erhaltenen Kernen sich von den Resten aus wieder neu(!) aufbauen" (p. 420). Fritsch hat seiner Abhandlung (1887) eine einzige Originalzeichnung, die aber nicht ganz deutlich den Bau der Kolben zeigt, beigegeben; ich kann deshalb seine Befunde nicht mit denjenigen von mir vergleichen, obwohl ich vermute, daß die Kolben von Malopterurus, was ihren Bau und Entstehung anbelangt, sich ähnlich wie die eingehend von mir untersuchten Kolben von Amiurus nebulosus verhalten; allein in ihrer Funktion scheinen sie sich etwas abweichend zu verhalten. Fritsch äußert sich nicht näher über die Natur des Sekretes, welches die Kolben liefern, schreibt aber diesen Zellen einen drüsigen Charakter zu.

Pogojeff (1889), der mit nicht ganz einwandfreien Methoden gearbeitet hat, kommt zu sehr sonderbaren Resultaten. Er läßt z. B. Holzessig auf frisches Gewebe einwirken oder bringt die auf einen Objektträger aufgeklebten Schnitte in eine Mischung von Alkohol $^1/_3$ und 50-proz. Essigsäure; in dieser Mischung verblieben die Präparate 3—20 Tage lang und „erhielten nach dieser Zeit recht wichtige Eigenschaften" (p. 108). Pogojeff hat, wie es scheint, die eingehende Arbeit von Foettinger (1873) nicht gekannt. Er sagt daher: „Mit ihren unteren Enden lagern sämtliche Kolben dem Corium an" (p. 113). Die Tatsache, daß es Kolben gibt, die im Epithel frei liegen, der Cutis gar nicht ansitzen und sogar nach außen austreten, worüber schon Schulze, Müller und Foettinger berichtet haben, ist für Pogojeff von keiner Bedeutung. Dieser Tatsache gibt er eine recht einfache Erklärung: „Dieser Fall", sagt er, „tritt immer ein, sobald die Schnitte schräg ausfielen; und je schräger sie angelegt wurden, um so deutlicher war diese Erscheinung" (p. 117). An dieser Stelle möchte ich

Maurer (1895) zitieren, welcher bei Cyprinus carpio und anderen Fischen auch vollkommen runde, in keiner Verbindung mit der Cutis stehende Kolben fand. „Daß die Verschiedenheit der Form nicht etwa nur ein Trugbild ist, hervorgerufen durch schräge Schnittrichtung, belehren uns Isolierpräparate . . . “ (p. 107). Diese kugeligen Kolbenzellen haben sich von der Cutis abgelöst, rücken dann mit den übrigen Epidermiszellen weiter empor und werden bald an der freien Oberfläche abgestoßen. So viel Maurer. Nun führt Pogojeff weiter aus, daß die Kolben, mit verschiedenen Reagentien behandelt, nicht immer genau dasselbe Bild zeigen. Im allgemeinen jedoch sollen alle Kolben aus einer äußeren Hülle und einem entlang dem Halse des Kolbens sich hinziehenden und sich allmählich verjüngenden inneren Zylinder bestehen. Im oberen Teil des Zylinders liegt ein Protoplasmaklümpchen mit 2 Kernen. Die Hülle besteht „aus scharf markierten konzentrischen Streifen, an denen man stellenweise kleine Punkte wahrnehmen kann“ (p. 114). Auf diese Weise bestehen also die Kolben aus einer äußeren „endothelialen Hülle, welche mit kleinen Zellen besetzt ist“ (ibid.). Die Kerne mit dem Protoplasmaklümpchen seien als Zellen, eine jede von ihnen mit einem Kern ausgerüstet, aufzufassen. Außerdem geht vom inneren Zylinder nach unten ein Faden, welchen Pogojeff mit einem Achsenzylinder vergleicht. Pogojeff gibt zu, daß alle diese Details nicht an allen Präparaten deutlich ausgesprochen vorhanden sind. In einem Kolben ist häufig das eine, in einem anderen das andere zu sehen. Trotzdem spricht Pogojeff die ebenso neue wie sonderbare Ansicht aus, daß die Kolbenzellen mit den Tastkörperchen von Pacini, Herbst und Grandri zu vergleichen sind. Eine direkte Verbindung der Kolbenzelleu mit Nervenfasern ist ihm aber festzustellen nie gelungen. Ganz richtig bemerkt hierher Marenghi (1903): „. . . . questa è pura supposizione, alle quale manca ogni base di fatto. Nessun rapporto è stato verificato fra tali formazioni (Kolbenzellen) e fibre nervose“ (p. 422).

Um endlich das Märchen von der nervösen Natur der Kolbenzellen zu zerstreuen, will ich die Resultate der Untersuchungen von Retzius (1892) angeben. Retzius hat den Verlauf der Nervenfasern in der Haut von Petromyzon fluviat. (junge und erwachsene Exemplare) und Ammocoetes mit der Golgischen Methode untersucht. „Nie sieht man“, sagt er, „Nervenfasern, welche in der Epidermis mit den Zellen der einen oder anderen Art in etwaiger direkter Verbindung stehen oder in sie hineintreten. Die Kolben-

zellen, welche seit ihrer Entdeckung hin und wieder als etwaige Nervenapparate betrachtet worden sind, haben offenbar keine derartige Bedeutung. Man sieht sie zwar die Nervenfasern erreichen (Fig. 1, 3), diese Fasern biegen sich aber um ihre Wölbung herum und setzen ihren Weg weiter nach außen“ (p. 39). F. E. Schulze (1892), der auch nach der Golgischen Methode gearbeitet hat, äußert sich ganz in derselben Weise; er sagt, daß in den Kolben, welche durchaus keine Schwärzung erfahren, sich keine Nervenfasern verfolgen lassen. Der Vollständigkeit halber will ich noch eine Arbeit von Leydig (1895) erwähnen. Leydig hat von neuem das Integument einiger Süßwasserfische untersucht. Ueber die Kolbenzellen äußert er sich folgendermaßen: „Die Kolbenzellen erweisen sich auch hier als eine Umbildung der Schleimzellen, und an gewissen Körperregionen sieht es aus, wie wenn sämtliche Schleimzellen in Kolbenzellen sich umgesetzt hätten, so z. B. am Rücken der Schnauze, wo sie alsdann auch dicht gehäuft stehen“ (p. 3). Es ist merkwürdig, daß Leydig, trotz der früheren trefflichen Arbeiten von Kölliker, Schultze, Müller, Schulze u. Foettinger, zu seiner alten Ansicht (1850), die er vor 45 Jahren ausgesprochen hat, zurückkommt. Leydig identifiziert also wieder die Schleimzellen (Becherzellen nach F. E. Schulze) mit den Kolbenzellen, ungeachtet, daß nach allen neuesten Angaben zwischen diesen beiden Arten von Drüsenzellen ein sehr großer, unverkennbarer Unterschied besteht, sowohl in ihrem Bau, Form, Funktion und Entwickelung, als auch in ihrem grundverschiedenen mikrochemischen Verhalten, worüber weiter unten die Rede sein wird. Da ich weiter unten mehrmals Gelegenheit haben werde, auf die vortrefflichen Untersuchungen von Maurer (1895) zurückzukommen, so will ich nur in einigen Worten die Resultate seiner Befunde in Bezug auf Kolbenzellen mitteilen. Maurer betrachtet, wie es schon einige Autoren früher taten, die Kolbenzellen als einzellige Drüsen. Sie entstehen aus kleinen indifferenten Epithelzellen der basalen Epidermislage. Sie sind bei den verschiedenen Fischen sehr ungleich gebildet in Bezug auf das Verhalten von Kern und Zellkörper. Die Substanz dieser Zellen ist eine schleimig-gallertige Masse, die in dem peripheren Teil des Zellkörpers gebildet wird. Um den Kern bleibt eine feine Zone des ursprünglichen unveränderten Protoplasmas bestehen, das feine Fäden durch jene Gallertmasse aussendet. Bei weiterer Zunahme der gallertigen Masse werden diese feinen Fäden und der Plasmahof um den Kern aufgebraucht, und die ganze Zelle hat so ihren höchsten

Differenzierungsgrad erreicht. Was nun die Funktion der Zellen anbetrifft, so ist MAURER der Ansicht, daß die Kolbenzellen nicht nur eine einzige Funktion versehen. Sie sind zugleich Drüsenzellen, Stützorgane für die weiche Epidermis, und schließlich können sie vielleicht auch der Druck- und Tastempfindung dienen. MAURER hofft nämlich noch, daß man die direkte Verbindung der freien intercellulär verlaufenden sensiblen Nervenfasern mit den verschiedenen Epidermiszellen nachweisen können wird. Wie dem auch sei, hat MARENGHI (1903), der mit einer von ihm verbesserten GOLGIschen Methode vor kurzem gearbeitet hat, keine solchen Verbindungen gefunden. FUSARI (1901) vertritt auf Grund seiner Untersuchungen denselben Standpunkt. Ich verweise schließlich auf die prachtvollen Zeichnungen (Taf. XXIX, Fig. 1), die MARENGHI seiner Abhandlung beigibt. Immer endigen die letzten Ausläufer der Nervenfasern frei und treten nur mit den differenzierten Sinneszellen in Verbindung. Die Hauptfunktion der Kolbenzellen ist, nach MAURER, jedenfalls die Exkretion. In den Kolben- und Becherzellen hat man einzellige Drüsen vor sich, die aber verschiedene Stoffe aus dem Körper entfernen. Nach diesen eingehenden Untersuchungen von MAURER wird es kaum nötig sein, noch auf die Abhandlung von KAPELKIN (1897) zu verweisen. KAPELKIN schickt seiner Abhandlung ein umfassendes, aber leider nicht vollständiges Resumé der Kolbenliteratur voraus. Die wichtige Arbeit von MAURER scheint ihm aber unbekannt zu sein. KAPELKIN's eigene Untersuchungen enthalten nichts wesentlich Neues. KAPELKIN kommt auch zu dem Schluß, daß trotz aller Untersuchungen der Bau und die Funktion der Kolbenzellen noch vollkommen rätselhaft geblieben sind.

Technik.

Zu meinen eigenen Untersuchungen übergehend, halte ich es nicht für überflüssig, zuerst einiges über die Technik mitzuteilen. Was die Fixierung anbetrifft, so habe ich zuerst mit den üblichsten Gemischen angefangen. Es hat sich aber erwiesen, daß alle Alkoholgemische hier nicht gut verwendet werden können, da sie die Kolbenzellen der Knochenfische stark zur Schrumpfung bringen. Dasselbe gilt von der MÜLLERschen, ZENKERschen, VAN BENEDENschen, PERENYIschen und BOUINschen Flüssigkeit, von dem „liquide fixateur isotonique“ von DECKHUYSEN, welcher speziell für Meeres-

tiere hergestellt ist, und von zahlreichen anderen Gemischen. Ziemlich gute Dienste haben mir die folgenden Gemische erwiesen: Herrmannsches, Flemmingsches, vom Rathsches (Pikrin-Sublimat-Osmium-Eisessig), Merkelsches (Chromsäure-Platinchlorid), dann Sublimat konz. wässerig + Eisessig oder Salpetersäure 3 Proz. Doch waren auch diese Flüssigkeiten ungenügend, als ich zum Studium der Kolbenzellen von Lota vulg. und einiger Meeresgadiden überging. Die Kolbenzellen der letztgenannten Fische zeichnen sich durch eine halbflüssige Konsistenz aus und schrumpfen dadurch beim Fixieren mit Flüssigkeiten, die kein großes Fällungsvermögen besitzen, außerordentlich stark. Ich fand endlich zwei Gemische, die mir gute Resultate ergaben, nämlich das Gemisch von Apáthy (Sublimat konz. in $^1/_2$-proz. NaCl-Lösung und 1-proz. Osmiumssäure, gleiche Teile) und das Gemisch von Johnson (ohne Platinchlorid; in denselben Proportionen, wie es für die Golgische Reaktion verwendet wird). Auch für die Kolben der übrigen Knochenfische haben die zwei letzten Gemische eine tadellose Fixierung gegeben. Eine kürzere als 10 Stunden lange Einwirkungsdauer war nicht ausreichend; 15—24 Stunden war gerade genug. Die 15—20 Hautstückchen, die ich jedem Fisch entnommen habe, waren wenigstens mit vier verschiedenen Fixierungsgemischen behandelt. Ich hielt dies für zweckmäßig, um später vergleichen zu können, inwiefern diese oder jene Struktur als zufällig und künstlich zu betrachten ist. Aufgehellt wurden die Objekte in Chloroform, Zedernholzöl oder Xylol. Die Dicke der Paraffinschnitte betrug meistens 5 μ, oft waren die Schnitte 3 μ dick; nur in besonders günstigen Fällen, bei schuppenlosen Gattungen, konnte ich bis 1 μ heruntersteigen. Alle Schnitte waren genau senkrecht zur Hautoberfläche und quer zur Längsachse des Körpers geführt; somit waren alle Querschnitte parallel zueinander. Da die Epidermis meistens in verschiedenen Osmiumgemischen fixiert wurde, so haben sich nicht alle Farbstoffe gleich gut bewährt. Eisenhämatoxylin, Hämatein IA (nach Apáthy), nachgefärbt mit Rubin S, Orange G, Orcein, Lichtgrün S. F. oder Erythrosin, besonders die zwei letzten Farbstoffe, haben immer eine sehr schöne Doppelfärbung gegeben. Konzentriert wässeriges Kresofuchsin mit nachfolgender Differenzierung in Pikrinsäure-Rubin S hat sich als sehr zweckmäßig erwiesen. Dabei waren nach manchen Fixierungsgemischen die Resultate noch besser, wenn die Schnitte mit Lichtgrün S. F. stark vorgefärbt und nur kurz nach dem Kresofuchsin in Pikrinsäure-Rubin S differenziert wurden. Die verschiedenen

Bestandteile der Epidermis haben sich dann in verschiedenen roten, grünen, blauen und lila Tönen gefärbt. Viktoriablau hat immer nur die Becherzellen stark blau tingiert; das übrige Gewebe blieb ungefärbt. Im Gegenteil dazu färbte das alkoholische Kresofuchsin (nach Röthig) und andere Elastinfarbstoffe nach irgend einem Osmiumsäure-Fixierungsgemisch ausgeprägt elektiv nur die Kolbenzellen und das Corium tieflila. Auch die Apáthysche Nachvergoldung, alkoholisches Safranin, Rubin S (nach Altmann) haben mir stets gute Dienste geleistet.

Vorkommen bei den einzelnen Familien und Gattungen.

Im ganzen wurden an 39 Gattungen und Arten von Fischen Untersuchungen in Bezug auf die Kolbenzellen angestellt. Das Material war immer frisch, lebendig; mit größter Aufmerksamkeit wurden Exemplare mit unverletzter Oberhaut ausgesucht. Ich will nun ein Verzeichnis von den untersuchten Familien, bei welchen die Kolbenzellen vorhanden sind oder fehlen, angeben.

Kolben sind vorhanden bei:	Kolben fehlen bei:
Klasse **Leptocardii**	
	Amphioxus lanceolatus Yarell.
Klasse **Cyclostomi** (Maurer 1895)	
Ordn. **Hyperoartia**	Ordn. **Hyperotreta**
Fam. Petromyzontidae	Fam. Myxinidae
Petromyzon fluviat. L.	Myxine glutinosa L.
Petromyzon marin. L.	Bdellostoma heterotrema Müll.
Petromyzon Planeri Bl.	
Ammocoetes Cuv.	
Klasse **Pisces** (sensu strictiori)	
	Ordn. **Selachii**
	Unterordn. **Squalidae**
	Scyllium canicula Cuv. (Embryo, $3^1/_2$ Mon. alt, 7 cm lang)
	Acanthias vulg. Risso (Embryo, 8 cm lang)
	Unterordn. **Raidae**
	Torpedo marmorata Risso
Die Unterordnung der **Holocephala** war nicht untersucht.	
	Ordn. **Ganoidei**
	Unterordn. **Chondrostei** (F. E. Schulze 1867)
	Acipenser sturio L.

Es ist mir leider nicht gelungen, frisches Material von der interessanten Unterordnung der **Holostei** zu bekommen.

Kolben sind vorhanden bei:	Kolben fehlen bei:
	Ordn. **Dipnoi** Fam. Lepidosirenidae Protopterus annectens Ow.
Ordn. **Teleostei**	
Unterordn. **Physostomi**	
Fam. Cyprinoidei Phoxinus laevis Ag. (♂ u. ♀) Tinca vulgaris Cuv. Cyprinus carpio Kram. (Spiegelkarpfen) Carassius vulgaris (Nilss.) Nordm. Idus melanotus Heck. u. Kn. (Maurer 1895) Barbus fluviat. Cuv. (Maurer 1895)	
	Fam. Salmonidei Trutta salar Lin. Trutta fario Lin. Embryonen: Trutta fario Lin., $5^1/_2$ Mon. alt; Salmo irideus, $1^1/_2$ Mon. alt; Trutta salar ♀ + Tr. fario ♂, $4^1/_2$ Monate alt (Lachsbastard); Thymallus vulg. Nilss., ein Monat alt; Salmo namaykusch, $4^1/_2$ Monate alt
Fam. Acanthopsidae Cobytis barbatula Gronow. Fam. Apodes Anguilla vulg. var. latirostris Flemm. Anguilla vulg. Flemm. (7 cm lang) Conger vulg. var. niger Cuv. Conger vulg. Cuv. (7 cm lang) Leptocephalus (spec. ?). Fam. Siluroidae Silurus glanis L. Amiurus nebulosus Lesueur Malopterurus electr. Lacép. (Fritsch 1887)	

Kolben sind vorhanden bei:	Kolben fehlen bei:
Unterordn. **Lophobranchii**	
	Fam. Syngnathidae
	Nerophis ophidion (L.) Kröeyer.
Unterordn. **Anacanthini**	
	Fam. Ammodytidae
	Ammodytes tobianus L.
	Fam. Pleuronectidae
	Platessa vulg. Gottsche.
Fam. Gadidae	
Gadus luscus L.	
Merlangus pollachius Flemm.	
Motella tricirrata Nilss.	
Lota molva Jen.	
Lota vulgaris Cuv.	
Unterordn. **Pharyngognathi**	
	Fam. Scomberesocidae
	Belone vulgaris Flemm.
	Fam. Labridae
	Labrus bergylta Ascan.
	Crenilabrus melops Cuv.
Unterordn. **Acanthopteri**	
	Fam. Percidae
	Perca fluviat. L.
	Fam. Gasterosteidae
	Gasterosteus aculeatus L.
	Fam. Gobiidae (F. E. Schulze 1867)
	Gobius fluv. Pall.
	Fam. Lepadogastridae
	Lepadogaster Gouanii Lacép.
	Fam. Callionymidae
	Callionymus dracunculus L.
	Gunnellus vulgaris Flemm.
	Fam. Cataphracti
	Cottus bubalis Euphr.
	Fam. Blenniidae
	Blennius gattorugine var. ruber Brünn.
	Fam. Pediculati
	Lophius piscatorius L.
	Fam. Mullidae
	Mullus barbatus L.

Wir können uns jetzt auf Grund des obigen Verzeichnisses eine ungefähr vollständige Vorstellung von dem Vorkommen der Kolbenzellen bei den einzelnen Familien der Fische machen. Maurer (1895) hat zunächst festgestellt, daß, während bei den Hyperoartia die Kolbenzellen in großer Zahl vorkommen, sie bei den Hyperotreta vollständig fehlen. Es ist aber sehr wahrscheinlich, daß die eigenartigen Kolbenzellen von Ammocoetes eine Uebergangsform sowohl in ihrem Bau, wie in der Funktion, Verteilung, Farbenreaktion etc. von den Fadenzellen der Myxinoiden zu den Kolbenzellen von Petromyzon darstellen. Andererseits scheinen mir „die großen kugeligen Schleimzellen von Myxine mit glashellem Schleim" sehr den Kolbenzellen ähnlich zu sein. Bei den Selachii, Ganoidei und Dipnoi fehlen die Kolben gänzlich. Nur bei Scyllium canicula, einem $3^1/_2$ Monate alten Embryo, habe ich eine eigentümliche Form von Schleimzellen gefunden, die auf einem gewissen Entwickelungsstadium den Kolbenzellen mancher Physostomen sehr ähnlich ist. Bei den Pharyngognathi, Lophobranchii und Acanthopteri scheinen keine Kolbenzellen vorzukommen. Ich will aber bemerken, daß ich bei mehreren Exemplaren von Cottus bubalis, Nerophis ophidion, Lepadogaster Gouanii und Callionymis dracunculus sehr an die Kolbenzellen von Lota molva erinnernde kolbenförmige Gebilde gefunden habe. Ich möchte mir das noch einer späteren eingehenden Untersuchung vorbehalten. Von den zahlreichen Physostomen-Familien, die untersucht waren, besitzen alle, mit der interessanten Ausnahme der Salmoniden, Kolbenzellen in der Epidermis. Es ist bemerkenswert, daß selbst innerhalb der Familien die Kolbenzellen sich nicht unerheblich in ihrem Bau voneinander unterscheiden. Innerhalb der Unterordnung der Anacanthinen kommen die Kolbenzellen nur bei den Gadiden vor. Weiter konnte ich feststellen, daß die Jahreszeit auf das Vorkommen und die Verteilung der Kolbenzellen keinen direkten Einfluß ausübt. Zu diesem Zwecke wurde zu verschiedenen Jahreszeiten die Haut von Silurus glanis, Lota vulgaris und Phoxinus laevis untersucht. Ueber den Einfluß der Brunstperiode auf die Kolbenzellen bei Phoxinus laevis (♂) wird weiter unten die Rede sein. Das Fehlen oder Vorhandensein der Kolbenzellen bei verschiedenen Familien innerhalb einer und derselben Unterordnung könnte man vielleicht auf biologische Faktoren zurückführen. Die Unterordnung der Anacanthinen würde dafür besonders sprechen. Daß aber die Kolbenzellen da, wo sie vorkommen, einen sehr

wichtigen Bestandteil der Epidermis bilden, ist leicht ersichtlich schon aus ihrer hohen morphologischen und physiologischen Differenzierung.

Topographie.

Da die Topographie und das Vorkommen der Kolbenzellen innerhalb der einzelnen Familien und Gattungen der Fische bisher noch nicht Gegenstand einer systematischen Untersuchung gewesen sind, habe ich es unternommen, mich in eingehender Weise hierüber zu orientieren. Um die Verteilung der Kolben über die ganze Hautoberfläche jedes untersuchten Fisches festzustellen, wurde folgendes Verfahren eingeschlagen: die ganze Haut wurde in ganz genau umschriebene Regionen eingeteilt (vergl. Textfig. 1).

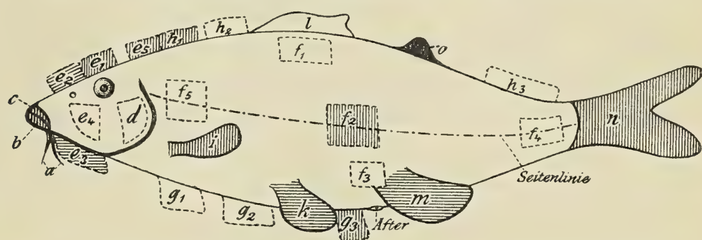


Fig. 1. *a* Bartfäden, *b* Unterlippe, *c* Oberlippe, *d* Kiemendeckel, *e* Kopfhaut, e_1 Kopfhaut, interorbital, e_2 Kopfhaut, internasal, e_3 Kopfhaut, Kehlregion, e_4 Kopfhaut, suborbital, e_5 Kopfhaut, Nackenregion, *f* Seitenhaut, f_1 Seitenhaut unter der Rückenflosse, f_2 Seitenhaut, Mitte des Körpers mit Seitenlinie, f_3 Seitenhaut, Aftergegend, f_4 Seitenhaut vor der Schwanzflosse, mit Seitenlinie, f_5 Seitenhaut, Nähe der Brustflosse, mit Seitenlinie, *g* Bauchhaut, g_1 Bauchhaut unter der Brustflosse, g_2 Bauchhaut vor der Bauchflosse, g_3 Bauchhaut vor dem After, *h* Rückenhaut, h_1 Rückenhaut, Anfang des Rückens, h_2 Rückenhaut dicht vor der Rückenflosse, h_3 Rückenhaut dicht vor der Schwanzflosse, *i* Brustflosse, *k* Bauchflosse, *l* Rückenflosse, *m* Afterflosse, *n* Schwanzflosse, *o* Fettflosse, *z* Zunge.

Es wurden jedem untersuchten Fisch 15—25 Hautstückchen aus den oben bezeichneten Regionen entnommen, in verschiedenen Gemischen fixiert und schließlich auf Paraffinschnitten genau gemessen. Zur Feststellung der etwaigen Relationen verschiedener Elemente der Epidermis untereinander wurden bei den Physostomen je 11 (in der Textfig. 1 vertikal schraffiert) und bei den Gadiden je 15 (außer den vertikal noch die horizontal schraffierten) Hautstückchen ausgewählt. Im allgemeinen können die Kolbenzellen in der ganzen Oberhaut der Fische vorkommen. Sie fehlen immer ohne Ausnahme in den Bartfäden, welche immer dicht mit Sinnesknospen besetzt sind; fast immer fehlen die Kolben in der Zunge

und in der Lippenhaut. Einige Fische bilden hier eine Ausnahme; so sind bei Conger vulgaris die Kolben in der Zunge auf der oberen Seite, wo das Epithel dicker ist, ziemlich zahlreich verbreitet; bei Anguilla vulgaris ist das Epithel der Zunge auf beiden Seiten gleich dick, und die Kolben sind auch auf beiden Seiten vorhanden; in der Lippenhaut von Conger vulgaris sind die Kolben sehr zahlreich, dabei in der Unterlippe zahlreicher als in der Oberlippe; bei den Gadiden sind hier die Kolben zwar immer vorhanden, aber in sehr geringer Zahl; ferner sind hier noch die Siluroiden zu erwähnen, bei welchen in der Lippenhaut hier und da vereinzelt sehr kleine Kolbenzellen anzutreffen sind. In der ganzen übrigen Epidermis der Fische, auch in der Epidermis der Flossen, fehlen die Kolben niemals, vorausgesetzt, daß sie überhaupt vorhanden sind. Die Kolbenzellen liegen in der Haut entweder einzeln, zerstreut, oder etwas zahlreicher, gruppenweise in unregelmäßigen Zwischenräumen, oder aber ganz dicht aneinander gedrängt und dabei in einer einzigen oder in 2 bis 5 Schichten übereinander. Besonders auffallend ist es, daß bei jungen Individuen von Conger vulgaris die Kolben auch im Pharynxepithel vorkommen; bei sehr jungen Exemplaren von Anguilla vulgaris sind die Kolben im Epithel der Mundhöhle, der Zunge und des Pharynx vorhanden.

Ich möchte an dieser Stelle einige Tabellen mit Messungen einschieben, die an den verschiedenen Bestandteilen der Epidermis ausgeführt wurden. Alle Messungen sind mit Zeiß, Objektiv DD, Okular 3 mit Okular-Mikrometer bei der Tubuslänge 150 mm vorgenommen. Die Zahlen beziehen sich auf die Intervalle des Okular-Mikrometers. Der Wert eines Intervalles bei der oben genannten Vergrößerung beträgt ca. 0,0036 mm.

Tabelle 1. Phoxinus laevis, ♀, 7 cm lang.

	z	b	c	d	e_1	e_5	f_2	g_3	h_1	i	n
Epidermis hoch	10	20	22	12	18	13	15	12	12	17	15
Basalmembran hoch	1/3	1/3	1/3	1/3	1/3	1/3	1/3	1/3	1/3	1/3	1/3
Corium hoch	10	5	4	3	10	8	8	10	9	1	1
Kolben hoch	—	—	—	6	7—9	6	5—9	7—9	7—8	4—6	3—6
„ dick	—	—	—	5	3—5	5	5—9	4	5	4—6	3—5
„ Zahl auf 50"[1])	—	—	—	7, 5, 4	5, 7, 4	4, 4, 5	12, 9, 10	11, 12, 10	8, 8, 9	9, 9, 8	10, 9, 9
„ Schichtenzahl	—	—	—	1	1	1—2	1—2	1—2	1—2	1—2	1—2
Becherzellen hoch	2	2	2	2	4	3	3	4	4	2	2
„ dick	2	2	2	2	4	3	3	4	4	2	2
„ Zahl auf 50"[1])	4	5	4	5	5	11	8	11	9	10	8

1) Zahl der ... auf 50 Intervalle des Okular-Mikrometers.

Tabelle 1a. Phoxinus laevis, ♂, 6½ cm lang.

	e_1	g_3	h_1 [1]	i [1]
Epidermis hoch	18	17	24	15
Basalmembran hoch	⅓	⅓	⅓	⅓
Corium hoch	10	7	6	1
Kolben hoch	8	5	7	4
„ dick	4	5	7	4
„ Zahl auf 50″ [2]	4, 3, 1	1, 3, 2	1, 1, 2	1, 1, 0
„ Schichtenzahl	1	1	1	1
Becherzellen hoch	4	4	4	4
„ dick	4	4	4	4
„ Zahl auf 50″ [2]	10	15	12	12

Tabelle 2. Cyprinus carpio (Spiegelkarpfen), 8 cm lang.

	z	b	c	d	e_1	e_5	f_2	g_3	h_1	i	n
Epidermis hoch	15	50	35	30	45	45	14	15	16	17	10
Basalmembran hoch	¼	¼	¼	¼	¼	¼	¼	¼	¼	¼	¼
Corium hoch	4	4	2	10	30	30	12	10	10	1	1
Kolben hoch	—	—	—	5—12	4—13	4—10	5—7	5	5—9	4	3—4
„ dick	—	—	—	5—9	4—9	5—10	5—7	5	5—7	4	3—4
„ Zahl auf 50″ [2]	—	—	—	25,28,25	34,38,44	53,49,50	19,18,18	20,16,18	18,16,17	8,7,6	12,6,9
„ Schichtenzahl	—	—	—	4—5	4—6	4—6	2—3	2	2—3	1—2	1—2
Becherzellen hoch	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3
„ dick	3	3	2	3	3	3	3	3	3	3	3
„ Zahl auf 50″ [2]	18	3	4	9	5	1	12	8	5	15	1

Tabelle 3—6 s. S. 606 und 607.

Ich stelle mir nun folgende Fragen:

1) Welches ist das Verhältnis zwischen der Höhe der Epidermis in verschiedenen Hautregionen und der Höhe der vollkommen ausgewachsenen Kolben? 2) In welchen Hautregionen kommt die größte Zahl der Kolben in den Querschnitten auf eine gegebene Längseinheit (50″) vor? 3) Unterscheiden sich einzelne Individuen derselben Art in Bezug auf die Verteilung der Kolben? 4) Kommen hinsichtlich des allgemeinen Verhaltens der Kolben Unterschiede bei den Geschlechtern vor?

Obige Tabellen geben uns eine genaue Antwort auf alle diese Fragen. Doch will ich hier die Berechnungen nicht in allen Details wiedergeben, sondern ich will mich auf die Angabe der gefundenen Resultate beschränken. 1) Das Verhältnis zwischen der Höhe der Epidermis und der Höhe der voll entwickelten Kolben bewegt sich zwischen den Werten 1—5; mit anderen Worten: die größten Kolben erreichen die volle Höhe der Epidermis, die Höhe der

1) Mit Perlenbildungen.
2) Zahl der ... auf 50 Intervalle des Okular-Mikrometers.

Tabelle 3 und 4. Amiurus nebulosus,

	z		b		c		d		e1	
Epidermis hoch	10	12	40	40	40	40	35	35	35	35
Basalmembran hoch	1/3	1/3	1/3	1/3	1/3	1/3	1/3	1/3	1/3	1/3
Corium hoch	5	5	10	10	10	10	17	17	22	22
Kolben hoch	—	—	—	—	—	—	7—14	15	7—14	9—16
„ dick	—	—	—	—	—	—	7—9	10	7—10	7—11
„ Zahl auf 50" 1)	—	—	—	—	—	—	13, 13, 9	9, 11, 10	16, 17, 10	10, 13, 9
„ Schichtenzahl	—	—	—	—	—	—	1—2	1—2	2—3	2—3
Becherzellen hoch	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
„ dick	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
„ Zahl auf 50" 1)	9	15	4	6	5	5	8	10	7	7

Tabelle 5. Conger vulgaris,

	z	b	c	d
Epidermis hoch	25	18	15	30
Basalmembran hoch	1/2	1/2	1/2	1/2
Corium hoch	10	32	25	40
Kolben hoch	5	3—7	3	5—13
„ dick	2	2—3	2—3	1—4
„ Zahl auf 50" 1)	17, 15, 22	16, 12, 18	20, 15, 6	29, 33, 24
„ Schichtenzahl	2—3	2	2—3	4—5
Becherzellen hoch	3—4	3	3	3
„ dick	3—4	3	3	3
„ Zahl auf 50" 1)	16	10	7	7

Tabelle 6. Lota vulgaris,

<table>
<tr><th></th><th colspan="2">z</th><th colspan="2">b</th><th colspan="2">c</th><th colspan="2">d</th><th colspan="2">e1</th><th colspan="2">e2</th></tr>
<tr><td>Epidermis hoch</td><td colspan="2">40</td><td colspan="2">55</td><td colspan="2">60</td><td colspan="2">50</td><td colspan="2">70</td><td colspan="2">80</td></tr>
<tr><td>Basalmembran hoch</td><td colspan="2">1/3</td><td colspan="2">1/3</td><td colspan="2">1/3</td><td colspan="2">1/3</td><td colspan="2">1/3</td><td colspan="2">1/3</td></tr>
<tr><td>Corium hoch</td><td colspan="2">50</td><td colspan="2">20</td><td colspan="2">20</td><td colspan="2">25</td><td colspan="2">40</td><td colspan="2">15</td></tr>
<tr><td>Kolben hoch</td><td colspan="2">15</td><td colspan="2">10—20</td><td colspan="2">25—35</td><td colspan="2">25</td><td colspan="2">20—45</td><td colspan="2">20—40</td></tr>
<tr><td>„ dick</td><td colspan="2">5</td><td colspan="2">10</td><td colspan="2">10</td><td colspan="2">15—25</td><td colspan="2">10</td><td colspan="2">10</td></tr>
<tr><td>„ Zahl auf 50" 1)</td><td colspan="2">2, 3, 4</td><td colspan="2">1, 3, 4</td><td colspan="2">3, 2, 0</td><td colspan="2">4, 6, 4</td><td colspan="2">10, 12, 8</td><td colspan="2">6, 7, 7</td></tr>
<tr><td>„ Schichtenzahl</td><td colspan="2">1</td><td colspan="2">1</td><td colspan="2">1</td><td colspan="2">1—2</td><td colspan="2">2—3</td><td colspan="2">1—2</td></tr>
<tr><td>Becherzellen hoch</td><td>3</td><td></td><td></td><td>10</td><td>3</td><td>10</td><td></td><td>7</td><td></td><td>15</td><td>3</td><td>10</td></tr>
<tr><td>„ dick</td><td>3</td><td></td><td></td><td>1</td><td>3</td><td>2</td><td></td><td>2</td><td></td><td>1</td><td>3</td><td>3</td></tr>
<tr><td>„ Zahl auf 50" 1)</td><td>12</td><td></td><td></td><td>30</td><td>2</td><td>25</td><td></td><td>29</td><td></td><td>20</td><td>2</td><td>20</td></tr>
</table>

kleinsten von den vollkommen ausgewachsenen Kolben beträgt nicht weniger als $^1/_5$ der Epidermishöhe. Für die einzelnen Gattungen lautet das Verhältnis folgendermaßen:

bei Phoxinus laevis beträgt die Höhe der Kolben: $1 : 1^1/_3$—$1 : 3^3/_4$ der Epidermishöhe

„ Cyprinus carpio „ „ „ „ „ $1 : 1^7/_9$—$1 : 4^1/_2$ der Epidermishöhe

1) Zahl der . . . auf 50 Intervalle des Okular-Mikrometers.

2 Exemplare, 9 und 8 cm lang.

e_5		f_2		g_3		h_1		i		n	
46	39	35	30	45	30	37	37	15	17	9	9
$^{1}/_{3}$	$^{1}/_{3}$	$^{1}/_{3}$	$^{1}/_{3}$	$^{1}/_{3}$	$^{1}/_{3}$	$^{1}/_{3}$	$^{1}/_{3}$	$^{1}/_{3}$	$^{1}/_{3}$	$^{1}/_{3}$	$^{1}/_{3}$
16	11	25	20	32	27	24	30	$1^{1}/_{2}$	$1^{1}/_{2}$	$1^{1}/_{2}$	$1^{1}/_{2}$
10—14	15	10—15	10—15	7—15	7—15	10—18	7—15	10	9	4	4
6—12	10	7—12	7—10	7—10	8—12	7—12	7—10	5	7	8	8
14, 13, 15	8, 8, 7	15, 16, 14	11, 10, 15	17, 18, 17	8, 8, 9	10, 13, 8	8, 10, 8	9, 10, 14	10, 8, 6	7, 6, 6	5, 4, 6
2—3	1—2	2—3	1—2	3	2	2—3	1—2	1—2	1—2	1	1
2	2	2	2	3	3	2	2	2	2	2	2
2	2	2	2	3	3	2	2	2	2	2	2
10	15	8	6	10	5	12	10	3	3	4	4

50 cm lang.

e_1	e_5	f_2	g_3	h_1	i	n
20	15	25	20	20	10	10
$^{1}/_{2}$	$^{1}/_{2}$	$^{1}/_{2}$	$^{1}/_{2}$	$^{1}/_{2}$	$^{1}/_{2}$	$^{1}/_{2}$
15	30	40	70	60	3	7
10	10	10—20	10—15	10	3—5	4
2	2	2—3	2—3	1—2	1—2	2
23, 37, 26	16, 18, 21	21, 31, 14	21, 20, 16	11, 10, 7	10, 7, 3	16, 3, 10
2—3	2—3	2—3	2—3	2—3	1	1
3	3	3	3	3	3	3
3	3	3	3	3	3	3
7	12	7	5	10	7	5

30 cm lang.

e_3		e_5		f_2		g_3		h_1		i		k		m		n	
40		100		110		100		90		25		25		35		20	
$^{1}/_{3}$		$^{1}/_{3}$		$^{1}/_{3}$		$^{1}/_{3}$		$^{1}/_{3}$		$^{1}/_{3}$		$^{1}/_{3}$		$^{1}/_{3}$		$^{1}/_{3}$	
10		30		70		30		50		5		7		30		7	
10—25		20—30		15—60		20—30		15—50		10—15		10—15		20—35		10—20	
7—17		10		10—35		20		15—30		5—10		9—11		12—25		5—12	
7, 4, 5		11, 10, 11		10, 8, 8		3, 0, 2		5, 7, 7		8, 3, 5		5, 5, 6		4, 5, 4		4, 8, 5	
1		2—3		1—3		1		1—3		1		1		1		1	
	7	3	10	3	7	3	7	3	7	3	10		7		7		7
	2	3	3	3	2	3	2	3	2	3	1		1		2		2
	26	1	15	2	16	4	30	2	20	1	40		27		35		30

bei Amiurus nebulosus beträgt die Höhe der Kolben : $1:1^{1}/_{2}—1:3^{2}/_{7}$ der Epidermishöhe

„ Conger vulgaris „ „ „ „ „ $1:1^{1}/_{4}—1:5$ der Epidermishöhe

„ Lota vulgaris „ „ „ „ „ $1:1—1:3^{1}/_{3}$ der Epidermishöhe

„ Cobytis barbatula „ „ „ „ „ $1:1—1:2^{10}/_{17}$ der Epidermishöhe

Aus den zahlreichen Berechnungen sind hier nur die Maxima und Minima, also die Grenzwerte, angegeben. Der Mittelwert ist für alle Gattungen gleich 2 mit einem kleinen Bruchteil. Ferner hat sich ergeben, daß der Mittelwert zugleich auch das häufigste Verhältnis zwischen beiden Größen ausdrückt. Wir können daher sagen, daß die Höhe der vollkommen ausgewachsenen Kolbenzellen bei allen Gattungen von Fischen, in allen Hautregionen im allgemeinen die Hälfte des Epidermisdurchmessers beträgt.

2) Aus den Tabellen ist leicht zu ersehen, daß die größte Zahl der Kolben entweder auf die Kopfhaut der Nackenregion (e_5), oder auf die Seitenhaut (f_2), oder auf die Bauchhaut vor dem After (g_3) fällt. Am spärlichsten sind die Kolben in der Brust- und Schwanzflosse vorhanden.

3) Auf Grund der Tabellen 3 und 4 kann man mit gewissen Einschränkungen den Schluß ziehen, daß bei gleich großen Individuen einer und derselben Art nur geringe relative Unterschiede hinsichtlich der Verteilung der Kolben bestehen. Zum Teil sind diese Unterschiede auf die nicht ganz gleiche Höhe der Epidermis in denselben Hautregionen bei 2 Individuen zurückzuführen.

4) Die Tabellen 1 und 1a zeigen uns die Verteilung der Kolben bei 2 Exemplaren von Phoxinus laevis, bei einem Weibchen und bei einem Männchen, während der Brunstzeit. Wir sehen, daß beim Männchen die Kolbenzellen überhaupt und besonders in den Hautregionen, wo Perlenbildungen vorkommen, viel spärlicher als beim Weibchen vorhanden sind. Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß bei allen den Knochenfischen, bei welchen in der Oberhaut während der Brunstzeit besondere Organe zur Ausbildung gelangen, dies auf die Form und Verteilung der Kolben einwirkt.

Weiter konnte ich noch beobachten, daß die Becherzellen und die Schuppen keinen direkten Einfluß auf die Verteilung der Kolben ausüben. Oft verursachen die Schuppen durch Aufwärtskrümmung ihres Hinterrandes kleine Prominenzen der Oberhaut; die Epidermis ist an diesen Stellen viel dünner als an der freien Oberfläche der Schuppen, die Kolben sind daher an diesen Prominenzen spärlicher vorhanden. Die Sinnesknospen und Sinnesplatten schließen immer in ihrer nächsten Umgebung das Vorhandensein der Kolbenzellen aus. Ebenfalls finden sich die Kolben nie auf den freien Rändern der Flossen.

Beschreibung der Kolbenzellen bei den einzelnen Gattungen der Fische.

Die Kolbenzellen der verschiedenen Knochenfische unterscheiden sich nicht unerheblich, was ihre Form, Funktion und Entstehung anbetrifft, untereinander; von den von mir untersuchten Knochenfischen besitzen Tinca vulg., Carassius vulg. und Cobytis barbatula die einfachsten und am wenigsten differenzierten Kolbenzellen mit einem Kern. Bei Carassius vulgaris sind die am tiefsten in der Epidermis liegenden Kolbenzellen von unregelmäßig ovaler Form. Die Höhe der Zellen ist ungefähr um ein Drittel größer als die Dicke. Der obere Teil der Zelle, der Kopf, ist breiter als der untere, der Fuß oder Hals, welcher der Basalmembran zugekehrt ist; doch niemals verjüngt sich der Hals in ein feines, zugespitztes Ende, wie dies bei den Cyclostomen und manchen Knochenfischen der Fall ist; immer ist der Fuß abgerundet. Der Kern liegt in der Mitte im oberen breiteren Teil der Zelle. Selten kann man im Kern ein und noch seltener zwei winzig kleine Kernkörperchen beobachten. Ueber dieser tiefsten Schicht von Kolbenzellen sind meistens noch zwei bis drei weitere Schichten gelagert, deren Zellen sich von denen der ersteren nur in der Form und Größe unterscheiden; so sind die Kolbenzellen der mittleren Schichten meistens unregelmäßig rundlich, die der obersten sind am kleinsten und tangential abgeplattet, es ist also die Dicke dieser letzteren Zellen größer als die Höhe. Das Plasma der Zelle ist homogen, glänzend und färbt sich stark mit allen Plasmafarbstoffen, manchmal aber schwächer als das der gewöhnlichen Epidermiszellen. Der Kern tingiert sich stark mit Kernfarbstoffen.

Alles, was über die Kolben von Carassius vulg. gesagt wurde, gilt auch im allgemeinen für die Kolben von Tinca vulg. Nur sind hier Kerne mit ein bis zwei Nukleolen viel häufiger. Außerdem ist rings um den Kern ein kleiner Hof von sich etwas heller als das übrige färbendem Plasma zu sehen. Da aber die Oberhaut von Tinca und Carassius in denselben Reagenzien fixiert wurde, so möchte ich den Einwand, daß es sich bei Tinca um Schrumpfung des Kernes u. ä. handelt, als nicht angebracht halten und würde eher den oben genannten hellen Hof um den Kern als eine weitere Differenzierung im Zellleibe des Kolbens betrachten. In Bezug auf die Farbenreaktionen der Kolben möchte ich noch hinzufügen, daß sich das Protoplasma dieser

Zellen mit Rubin S. (nach Hämateïnen) und mit Pikrinsäure, wässeriger (van Giesonsche Methode) und alkoholischer (nach Säurefuchsin-Anilin nach Altmann), viel stärker färbt als das der gewöhnlichen Epidermiszellen.

Zu der oben beschriebenen Art der Kolbenzellen gehören auch die Kolben von Cobytis barbatula. Ich möchte doch einige Unterschiede hervorheben und im übrigen auf die Abbildungen verweisen (Taf. XXII Fig. 1, 2, 3). Bei Cobytis barbat. sind die Kolben meistens in 2—4 übereinander gelagerten Schichten vorhanden; die jüngsten Kolben besitzen einen breiten abgestutzten Fuß, mit dem sie auf dem Stratum germinativum aufsitzen; der Kopf dieser Zellen ist dagegen spitz (Taf. XXII, Fig. 3); die nächstfolgende, mittlere Scicht besteht aus viel größeren, vollständig ausgewachsenen, langgezogenen Zellen, deren Fuß im Vergleich zu dem Kopf spitz erscheint und manchmal sogar in ein feines, fast das Stratum greminativum erreichendes Ende ausläuft (Taf. XXII, Fig. 1); der Kopf dieser Kolben ist abgerundet und beherbergt den Kern; die oberste, dicht unter der freien Oberfläche der Epidermis liegende Schicht von Kolben besteht aus unregelmäßig runden und ovalen Zellen. Zwischen diesen beschriebenen drei Hauptformen von Kolben findet man selbstverständlich alle möglichen Uebergänge. Das Plasma der Kolbenzellen ist homogen und glänzend; eine Membran oder ein Ektoplasma ist nicht wahrzunehmen. Nach Formalin-Fixierung (Lee) erscheint das Plasma glänzend, aber feinkörnig. Der Kern hat eine feinkörnige Struktur, besitzt ein bis zwei Nucleolen und ist immer im breitesten Teil der Zelle gelagert: in den jüngsten Zellen also proximal, in den älteren distal oder zentral. Die Höhe der Kolbenzellen beträgt bei Tinca und Carassius 0,036—0,054 mm, bei Cobytis barbatula 0,025—0,108 mm; die Dicke bei Tinca und Carassius 0,025—0,054 mm, bei Cobytis 0,007—0,036 mm.

In der Absicht, einen für die Kolbenzellen spezifischen Farbstoff zu finden, habe ich mich aus gewissen Rücksichten dem alkoholischen Kresofuchsingemisch (nach Röthig) zugewandt. Und nicht unangenehm war ich dadurch berührt, daß nach allen Osmiumgemischen, besonders nach dem Herrmannschen, mit diesem Farbstoff sich nur die Kolbenzellen tieflila gefärbt haben; die übrigen Elemente der Epidermis waren nur ganz leicht von der angewandten Osmiumsäure geschwärzt und die Basalmembran und das Corium haben einen schwachen gelblichen Ton von der im Kresofuchsin enthaltenen Pikrinsäure angenommen. Diese elektive Färbung hat

es unter anderem ermöglicht, ganz genau die Umrisse und die Beziehungen der Kolben zu den Zellen des Stratum germinativum und zu der Basalmembran festzustellen. Auf der Taf. XXII soll die Fig. 1, die nach einem mit Kresofuchsin gefärbten Präparat gezeichnet ist, obwohl nicht farbig, ungefähr wiedergeben, wie dunkel die gefärbten Kolbenzellen in der ganzen ungefärbten und hellen Umgebung erscheinen. Das alkoholische Kresofuchsin wird von Röthig als spezifischer Elastinfarbstoff angegeben. Ich möchte aber daraus keine weiteren Schlüsse auf die etwaige elastische Natur der Kolben ziehen. Der Grund, warum sich nach Osmiumgemischen mit Kresofuchsin nur das Plasma der Kolbenzellen färbt, liegt ganz nahe: alle Gewebselemente der Epidermis werden von der Osmiumsäure geschwärzt, sind auch daher sehr schwer färbbar, und nur die ungeschwärzt gebliebenen Kolbenzellen nehmen die schöne Lilafärbung an. Die Färbung ist dabei nicht nur histologisch, sondern auch cytologisch elektiv, d. h. es färbt sich nur das Plasma, nicht aber die Kerne der Kolben. Nach anderen Fixierungsgemischen kommt die Färbung viel leichter zu stande, aber dann ist sie auch diffus. Eine sehr schöne histologisch elektive Färbung der Kolbenzellen gibt auch das Säurefuchsin-Anilin-Pikrinsäuregemisch (nach Altmann).

Es ist mir leider nicht gelungen, die Entstehung der Kolben bei Tinca und Carassius festzustellen, und dies aus dem Grunde, daß bei den 2 Exemplaren, die ich untersucht habe, sich alle Kolben fast auf demselben Entwickelungsstadium befanden. Ich bin dagegen in der Lage, einiges zur Entstehung der Kolben bei Cobytis barbatula beizutragen. Maurer (1895) teilt über die Kolbenzellen von Barbus fluv. folgendes mit: „Die Substanz der Zellen ist eine schleimig-gallertige Masse, die in dem peripheren Teil des Zellkörpers gebildet wird, und indem sie allmählich an Menge zunimmt, wird der plasmatisch bleibende Teil des Zellkörpers mehr und mehr eingeengt und umgibt den Kern noch als feine Zone . . ." (p. 67). Dieser Vorgang soll dem Verhornungsprozeß ähneln, indem die Umbildung im Plasma selbst erfolgt, ohne direkte Beteiligung des Kernes, und zunächt in den oberflächlichen Teilen, so daß gleichsam eine dicke Zellhülle entsteht. Etwas sehr Aehnliches habe ich bei Cobytis barbatula auf Schnitten, die in Hermannscher Lösung fixiert und mit Eisenhämatoxylin + Rubin S gefärbt wurden, gefunden. Nach dieser Färbung tingieren sich die Kerne der Epidermiszellen und der jüngeren Kolben sehr schwach, die Nukleolen dagegen und die Kerne der älteren Kolben

sehr stark blauschwarz; das trübkörnige Plasma der Epidermiszellen bleibt ungefärbt, das der Kolben färbt sich mit dem Rubin S. sehr stark rotviolett. Diese und die obenerwähnte Kresofuchsinfärbung ermöglichten auch, die jüngsten Kolbenzellen, die sich in ihrer Form und Größe kaum von den Epidermiszellen des Stratum germinativum unterscheiden, leicht an ihrer Färbung zu erkennen. Und in der Tat sieht man zwischen den Epidermiszellen, die noch auf der Basalmembran aufsitzen, gewisse Zellen von der Form und Größe der ersteren, die aber eine periphere, dünne, sich rotviolett färbende Zellhülle und einen etwas größeren Kern mit ein bis zwei Nukleolen aufweisen (Taf. XXIII, Fig. 12, α). Diese Zellen lösen sich wie gewöhnlich von der Basalmembran ab und rücken in der Richtung gegen die freie Oberfläche vor; der periphere Mantel der Zelle wird immer dicker und dicker, und der helle trübkörnige, aus undifferenziertem Plasma bestehende Hof um den Kern wird in demselben Maße eingeengt (Taf. XXIII, Fig. 12—14 A). Bis dahin hat die ganze Zelle nur wenig an Umfang zugenommen, nur der Kern wurde viel größer als die Kerne der Epidermiszellen. Von nun an wird der winzig kleine helle Hof allmählich weiter eingeengt, zugleich aber nimmt der gallertige Mantel der Zelle unverhältnismäßig stark an Umfang zu (Taf. XXIII, Fig. 15—17). Auch im Kern gehen beträchtliche Veränderungen vor sich. An der äußeren Peripherie der Kernmembran sammeln sich feine, mit Eisenhämatoxylin färbbare Körnchen an, anfangs spärlich (Taf. XXIII, Fig. 15), dann aber nehmen sie an Menge so stark zu, daß es schwer zu beurteilen ist, ob die Kernmembran durch sie nur verdeckt wurde, oder sich überhaupt aufgelöst hat (Taf. XXIII, Fig. 17). Anfänglich sieht man noch im Innern des Kernes ein bis zwei kleine Nukleolen, die schließlich zu Grunde gehen. In demselben Maße, wie diese Körnchen sich vermehren, wird der helle Hof immer mehr reduziert, um schließlich in den ältesten Zellen vollständig zu verschwinden (Taf. XXIII, Fig. 18). Eine Teilung des Kernes oder der Nukleolen, wie es z. B. bei Amiurus nebulosus und manchen anderen Knochenfischen der Fall ist, welche die erste Anregung zur Umbildung einer gewöhnlichen Epidermiszelle zur Kolbenzelle gibt, habe ich bei Cobytis nicht konstatieren können. Allerdings ist die amitotische Teilung der Nukleolen ohne nachfolgende Teilung des Kernes möglich, weil man in den gewöhnlichen Epidermiszellen meistens nur einen einzigen Nucleolus sieht, in den jüngsten Kolbenzellen dagegen kommen schon zwei Nukleolen vor. Die späteren Vor-

gänge, die sich am Kern abspielen, glaube ich in dieser Weise deuten zu dürfen, daß es sich hier um Zerfallsprozesse des Kernes, nachdem die Zelle das Endstadium ihrer Entwickelung erreicht hat, handelt. Diese Umwandlungen im Chromatin des Kernes, obwohl früh aufgetreten, erreichen ihren höchsten Grad in den älteren, schon nicht mehr wachsenden Kolben der obersten Schicht; es nimmt nämlich bei diesen der freien Oberfläche zu aufrückenden Kolben der ganze Zellleib allmählich an Umfang ab (Taf. XXIII, Fig. 18). Dementsprechend können wir in der Entwickelung der Kolbenzellen bei Cobytis barbatula drei Hauptstadien unterscheiden: 1) aus einer indifferenten Epidermiszelle des Stratum Malpighii entsteht eine junge Kolbenzelle, welche sich von der ersteren durch einen peripheren, nach innen zu wachsenden, sich spezifisch färbenden Mantel und einen größeren Kern mit zwei Nukleolen unterscheidet; der Kern liegt in der Zelle zentral; 2) die Kolbenzelle löst sich von der Basalmembran ab und rückt weiter empor; der gallertige Mantel wächst stark und nicht nur nach innen, sondern auch nach außen zu; der Kern liegt in der ovalen Zelle zunächst proximal, dann aber distal im Kopf der Zelle; an der äußeren Peripherie des Kernes sammeln sich Chromatinkörnchen an, die wahrscheinlich die weitere Umbildung des Plasmaleibes der Zelle auslösen; der helle protoplasmatische Hof wird eingeengt und verschwindet schließlich vollständig; die Zelle hat das Endstadium ihres Wachstums erreicht; 3) die ovale Zelle rundet sich ab, wird manchmal tangential abgeplattet; in demselben Maße, wie sie der freien Oberfläche der Epidermis zu vorrückt. nimmt sie stark an Umfang ab; der Kern erleidet eine Rückbildung.

Im allgemeinen durchlaufen die Kolbenzellen fast aller Knochenfische diese drei Hauptstadien der Entwickelung. Im einzelnen aber kommen Unterschiede vor, besonders was die Entstehung anbelangt. Auch das Endstadium fällt anders aus, wenn es zur Ausbildung eines besonderen Sekretes in den Kolbenzellen kommt.

In allen oben beschriebenen Kolben kommt nur ein einziger Kern mit 1—2 kleinen Nucleolen vor. Kolbenzellen mit zwei und mehreren Kernen besitzen Amiurus nebulosus, Silurus lanis und Cyprinus carpio. Die Kolben von Amiurus nebulosus gehören, ihrer äußeren Form nach, dem Kolbentypus von Carassius vulg. und Tinca vulg. Ihre Größe schwankt in den Grenzen von 0,015—0,058 mm Höhe und 0,015—0,043 mm Dicke; sie sind also nicht langgezogen, wie die Kolben des Cobytis barbatula und mancher

anderer Fische, sondern vielmehr unregelmäßig oval, von annähernd gleichem Höhen- und Dickendurchmesser (Taf. XXII, Fig. 4, Taf. XXIII, Fig. 38—40). Nur die Kolbenzellen der Flossenepidermis, welche immer sehr dünn ist, zeigen eine interessante Abweichung. Die jüngsten Kolben entstehen hier und wachsen auch anfänglich auf dieselbe Art, wie die Kolbenzellen in anderen Hautregionen; da aber die Höhe der Flossenepidermis kleiner ist als der Höhendurchmesser einer vollentwickelten Kolbenzelle, so vergrößert sich hier die Kolbenzelle in ihrem weiteren Wachstum nicht der Höhe, sondern der Dicke nach und sieht dann wie tangential abgeglattet aus (Taf. XXIII, Fig. 19—22). Ich werde später bei der Beschreibung der Kolben in der Epidermis von Leptocephalus Gelegenheit haben, auf diese interessante Erscheinung noch einmal ausführlicher zurückzukommen. Mit Ausnahme der Zungen- und Bartfädenepidermis kommen die Kolben bei Amiurus in der ganzen Oberhaut vor und sind in 1—4 Schichten übereinander gelagert. Das Plasma der Kolbenzellen ist homogen, stark glänzend, gallertartig. In jeder Zelle findet man meistens 2 (Taf. XXIII, Fig. 19, 36, 38), oft aber 3 sehr große, ungefähr zentral gelegene Kerne mit je einem Nucleolus (Taf. XXIII, Fig. 22, 35, 39, 40). Ein einziger Kern scheint bei den ausgewachsenen Zellen nie vorzukommen, wie dies leicht auf Serienschnitten zu kontrollieren war. Die Kerne sind oval, eng aneinander gedrängt; die Fläche, mit welcher sie aneinander stoßen, ist etwas abgeplattet (Taf. XXIII, Fig. 22, 34); sie liegen mit ihrer Aequatorialebene meistens in der Richtung der längeren Achse der ovalen Kolbenzelle, nicht selten aber richten sie sich quer oder sogar schief zu dieser Achse. Bei den vollständig ausgewachsenen Kolbenzellen komplizieren sich diese Verhältnisse insofern, als die Kerne gelappt und gefaltet erscheinen und mit ihren Lappen ineinander greifen. Diese Faltungen der Kerne sind oft unmittelbar sehr deutlich auf den Schnitten zu sehen (Taf. XXIII, Fig. 20, 21, 38). In anderen Fällen sind sie nur teilweise angeschnitten; dann sieht man im Innern der Kerne neben den Nukleolen noch verschiedenartige Fäden und Schleifen (Taf. XXIII, Fig. 40, 57), welche man auf den ersten Blick für Kernteilungsfiguren halten möchte (Taf. XXIV, Fig. 58). Bei näherer Untersuchung ergibt sich jedoch, daß diese Fäden nie von Chromatinfarbstoffen stark tingiert werden, sondern immer dieselbe Färbung wie die Kernmembran annehmen; außerdem wurde schon früher darauf hingewiesen, daß die Kerne eine sehr verschiedene Lage innerhalb der Zelle einnehmen können.

Auf Grund dieser Tatsachen können wir die beigegebenen Figuren folgendermaßen erklären: in den Figg. 22, 34, 35—37, 39, Taf. XXIII, fällt die Schnittebene genau mit der Aequatorialebene der Kerne zusammen; dasselbe gilt für die Figg. 20, 21, 38, allein mit dem Unterschiede, daß hier die Kerne gefaltet sind und mehr oder weniger ineinander greifen; die Figg. 40, 57, 58, 59, Taf. XXIII und XXIV, wurden auf Serien kontrolliert, und es hat sich ergeben, daß in jeder Zelle 3 Nukleolen, also fast mit vollständiger Sicherheit auch 3 Kerne vorhanden sind. Auf diese Weise z. B. würde dann die Schnittebene genau mit der Aequatorialebene des Kernes α (Taf. XXIII, Fig. 40) und etwas schräg mit dergleichen Ebene des Kernes β zusammenfallen; der Kern γ ist nur teilweise angeschnitten und erscheint auch samt seinem Nucleolus erst im nächsten Schnitt um 0,005 mm weiter; die Kerne sind gelappt und an mehreren Stellen von der Schnittebene getroffen. In einer anderen Abbildung (Taf. XXIII, Fig. 57) ist die Schnittebene senkrecht zur Aequatorialebene des Kernes α geführt; da ferner die längeren Achsen der Kerne β und γ, die einander parallel sind, zu der längeren Achse des Kernes α unter einem kleinen Winkel stehen, so fällt in die Schnittebene fast genau die Hälfte vom Kern β (mit dem Nucleolus) und etwas weniger als die Hälfte vom Kern γ (ohne Nucleolus) hinein. Je mehr die Kerne gelappt sind und ineinander greifen, je unregelmäßiger ihre Längsachsen sich zueinander und zu der längeren Achse der Zelle verhalten, desto kompliziertere Bilder werden auf den Querschnitten ausfallen. Ich möchte noch auf die Figg. 50—56, Taf. XXIII hinweisen; es ist dies eine vollständige Serie von Querschnitten durch 2 Kerne einer Kolbenzelle, deren Wechselbeziehungen hiermit leicht ersichtlich erscheinen. In Bezug auf die Farbenreaktionen bleibt nicht viel zu dem schon früher Gesagten hinzuzufügen. Nach Fixierung in Osmiumgemischen und Tinktion mit Hämatein IA + Erythrosin, oder Eisenhämotoxylin + Rubin S, färbt sich das Plasma der Epidermiszellen des Stratum Malpighii schmutzig rot mit einem Stich ins Blaue, die Kerne schwarzblau; ebenso färben sich die jüngsten Kolbenzellen. Das Plasma der älteren Kolben tingiert sich rein, aber sehr schwach mit allen Plasmafarbstoffen; im Kern färben sich die Nukleolen schwarzblau; die Kernmembran, der dunkle Hof und das von ihm ausstrahlende feine Netz und die früher erwähnten Schleifen im Kern tingieren sich schwach bläulich. Die gesamte chromatische Substanz scheint in den großen Nukleolen aufgespeichert zu sein,

und der im Kern zurückgebliebene Kernsaft färbt sich meistens gar nicht. Aehnliche Differenzierungen erzielt man mit Safranin, wässerigem Kresofuchsin + Pikrinsäure-Rubin S etc. Im allgemeinen also zeigen die Kolben vom Zwergwels dieselben Farbenreaktionen, wie die Kolbenzellen von Cobytis barbat. und anderen schon früher erwähnten Knochenfischen. Gemäß den Ansichten von O. Hertwig (1893, p. 43) und von E. Rhode (1903, p. 665—667, 670—674) über die Frage, was als Nucleolus zu bezeichnen ist, muß noch hinzugefügt werden, daß es sich bei sämtlichen Kolbenzellen um nukleinhaltige, phosphorreiche Nukleolen handelt. Es sind also keine sogenannten „echten Paranukleinnukleolen“. Nicht nur für unsere Frage wichtig, sondern auch von allgemeiner theoretischer Bedeutung scheint mir die Art der Entstehung der Kolbenzellen beim Zwergwels zu sein. Das Stratum germinativum der Epidermis besteht hier aus hohen cylinderförmigen Zellen, die mit breitem Fuß der Basalmembran aufsitzen (Taf. XXIII, Fig. 28, α, 29, α). In jeder solchen Zelle sieht man einen ziemlich großen, sehr chromatinarmen Kern mit einem winzig kleinen Nucleolus. Zwischen diesen Zellen sieht man öfters andere Zellen zerstreut, die sich von den ersteren nur dadurch unterscheiden, daß sie einen viel größeren Nucleolus besitzen und daß sich ihr Plasma bedeutend heller färbt (Taf. XXIII, Fig. 28, β, 29, β). Diese Zellen lösen sich allmählich von der Basalmembran ab (Taf. XXIII, Fig. 29, γ) und rücken nach oben vor. Unterdessen teilt sich der Nucleolus amitotisch in 2 oder 3 gleich großen Nukleolen, die zunächst ganz nahe aneinander liegen (Taf. XXIII, Fig. 30, γ). Nun fangen die durch Teilung kleiner gewordenen Nukleolen an zu wachsen, entfernen sich immer weiter und weiter voneinander (Taf. XXIII, Fig. 29, δ), so daß schließlich der ganze Kern eine Bisquitform mit bipolar gelagerten Nukleolen annimmt (Taf. XXIII, Fig. 31, ε); immer mehr und mehr wird der Kern in der Mitte eingeschnürt, und im nachfolgenden Stadium ist die Teilung des ganzen Kernes vollzogen (Taf. XXIII, Fig. 32, α). Nun besitzt die Zelle 2 Kerne mit je einem Nucleolus. Allein in manchen Zellen entstehen auf dem Wege der indirekten Teilung (Fragmentation) 3 Kerne (Taf. XXIII, Fig. 35, 37, 39). Nach der vollbrachten direkten Teilung des Kernes beginnen die Wachstumsvorgänge in der ganzen Zelle. Wir sehen zunächst (Taf. XXIII, Fig. 28, γ, 33, β), daß die Nukleolen und die Kerne sich ungemein stark vergrößern; zugleich nimmt auch das Protoplasma der Zelle ein wenig an Umfang zu (Taf. XXIII, Fig. 34, 35).

Die Nukleolen tingieren sich sehr intensiv mit Chromatinfarbstoffen; das Plasma der Kolbenzellen auf diesem und den weiteren Stadien erscheint ganz hell gefärbt im Gegensatz zu dem dunkel gefärbten Plasma der gewöhnlichen Epidermiszellen. Wenn nun die Nukleolen das Maximum ihres Wachstums erreicht haben (Taf. XXIII, Fig. 36), so verbleiben sie eine Zeitlang auf diesem Stadium, und inzwischen nimmt der ganze Zelleib riesig an Umfang zu (Taf. XXIII, Fig. 37). Zur selben Zeit entsteht um die Peripherie des Kernes ein dunkler homogener Hof, welcher sich mit Chromatinfarbstoffen etwas schwächer als die Nukleolen färbt (Taf. XXIII, Fig. 36). Der dunkle Hof sendet zunächst einige wenige Fäden in das ihn umgebende Plasma der Zelle aus (Taf. XXIII, Fig. 37), bei älteren Zellen werden diese Fäden sehr lang, fein und verzweigt (Taf. XXIII, Fig. 38, 39, 40, 57—59). Mit dem fortschreitenden Wachstum des Plasmaleibes der Zelle werden die riesigen Nukleolen immer kleiner und kleiner (Taf. XXIII, Fig. 38—40). Es scheint mir daher ziemlich zutreffend, wenn ich die drei Tatsachen (Verkleinerung der Nukleolen, Entstehung des dunklen Hofes um den Kern, ungemein starkes Wachstum des Plasmaleibes der Kolbenzelle) in folgender Weise verbinde: nachdem sich die Kerne amitotisch geteilt und ihre endgültige Größe erreicht haben, wandern aus den Nukleolen in das Plasma der Zelle kleine Körnchen aus, die das Wachstum und die Differenzierung des Protoplasmas verursachen. Etwas Aehnliches vermutet Maurer (1895) bei den „großen Schleimzellen“ von Myxine, die ich ihrem ganzen Verhalten nach für kolbenzellenähnliche Gebilde halten würde. Das weitere Schicksal der ausgewachsenen Kolben von Amiurus ist dem bei Cobytis barbatula fast vollständig ähnlich. Die Kolben, die noch manchmal mit ihrem basalen Teil im Stratum profundum wurzeln, verbleiben in den mittleren Schichten der Epidermis eine Zeitlang; sie verlieren während dieser Zeit stark an Umfang, werden von den von unten hervorrückenden jüngeren Kolben vorgestoßen und der freien Hautoberfläche zu hinaufgedrängt. Dicht unter der Oberfläche der Epidermis angelangt, haben die Kolben meistens eine ovale, tangential abgeplattete Form und sind um mehrfaches kleiner als die ausgewachsenen Kolben der mittleren Schichten. Das Vorrücken der Kolben in der Richtung von der Basalmembran der freien Hautoberfläche zu scheint mir eine sehr wichtige Tatsache für die Beurteilung der Funktion der Kolbenzellen zu sein. Ich werde daher bei der Beschreibung der Kolben von Silurus glanis diese Erscheinung noch ausführlich er-

örtern. Jetzt möchte ich noch einige Worte über das Austreten der Kolbenzellen bei Amiurus nebulosus hinzufügen. Auf der Taf. XXIII, Fig. 23—27 ist dieser Vorgang in allen seinen stufenweisen Stadien abgebildet. Wir sehen zunächst in der Fig. 23 eine Kolbenzelle, die nach außen nur durch eine Schicht von Epidermiszellen abgegrenzt ist; in Fig. 24, 25 ist schon ein Teil des Zellplasmas nach außen herausgeflossen und die beiden Kerne lösen sich von ihrem Verbande los; in Fig. 26 schreitet dieser Vorgang weiter vor sich, indem auch der Kern nach außen gelangt; schließlich in Fig. 27 ist von der ganzen Kolbenzelle nur ein spärliches Plasmaklümpchen übrig geblieben. An der Stelle der ausgetretenen, oder richtiger ausgestoßenen Kolbenzelle ist eine kleine Lücke entstanden, die einerseits durch die von der Oberfläche fortwährend abgestoßenen und andererseits durch die von unten vorrückenden Epidermiszellen ausgeglichen wird. Das Austreten der Kolbenzellen wurde von mir an allen untersuchten Exemplaren von Amiurus nebulosus, in allen Hautregionen und unabhängig von den Fixierungsmethoden, beobachtet. Diesem Vorgang möchte ich aber keine wesentliche funktionelle Bedeutung zuschreiben. Die spezifische Funktion der Kolbenzellen wird von den ausgewachsenen Kolben, die in den mittleren Epidermisschichten liegen, besorgt; und nachdem diese Kolbenzellen ihre Funktion erfüllt haben, verlieren sie allmählich an Umfang und werden von den von unten nachrückenden jüngeren Kolben- und Epidermiszellen vorwärts geschoben; schließlich an der Oberfläche angelangt, wenn sie auf diesem Stadium nicht schon bis auf einen verschwindend kleinen Rest an Umfang abgenommen haben, werden sie nach außen samt den ablebenden Epidermiszellen aus- und abgestoßen. Es sei mir erlaubt, noch mit einigen Worten auf die allgemeine theoretische Bedeutung der amitotischen Entstehung der Kolbenzellen einzugehen. Schon vor mehreren Jahren hat W. Flemming (1891) auf Grund seiner Untersuchungen folgende Hypothese hinsichtlich der biologischen Bedeutung der amitotischen Kernteilung ausgesprochen: „Fragmentierung des Kerns, mit und ohne nachfolgende Teilung der Zelle, ist überhaupt in den Geweben der Wirbeltiere ein Vorgang, der nicht zur physiologischen Vermehrung und Neubildungen von Zellen führt, sondern, wo er vorkommt, entweder eine Entartung oder Aberration darstellt, oder vielleicht in manchen Fällen (Bildung mehrkerniger Zellen durch Fragmentierung) durch Vergrößerung der Kernperipherie dem cellulären Stoffwechsel zu dienen hat.“ Nun sucht Ziegler (1891)

diese Hypothese mit Recht durch eine ganze Reihe von Fällen amitotischer Kernteilung zu unterstützen und kommt zu dem Schluß, daß diese Kernteilung, wo immer sie auftritt, im Sinne der oben zitierten Darlegungen FLEMMINGS zu deuten ist. ZIEGLER (1887) charakterisiert die Fragmentation in folgender Weise: „Die Kerne sind beträchtlich größer als gewöhnliche Kerne desselben Tieres und zeigen anormale Verteilung desselben. . . . Das Auftreten der Fragmentation hängt damit zusammen, daß die Zelle sich spezialisiert, sich an eine bestimmte physiologische Funktion angepaßt hat, . . . daß sie irgend einen Sekretions- oder Resorptionsvorgang besorgt u. s. w." (p. 60). Ferner zitiert ZIEGLER noch folgenden Satz nach KORSCHELT (1887): „Es ist höchst auffällig, daß die voluminösen Kerne gerade in Zellen mit secernierender Funktion vorkommen. Es dürfte darauf hinweisen, daß für solche Zellen die Kerne von besonderer Bedeutung sind, daß sie einen Einfluß auf die Tätigkeit der Zelle ausüben. In dieser Vermutung werden wir noch bestärkt durch die Tatsache, daß die Kerne nicht schon anfangs den bedeutenden Umfang und die außergewöhnliche Form haben, sondern diese erst annehmen, wenn die Zellen in Funktion treten" (p. 127). Alle diese Ausführungen und besonders den letzten Satz von KORSCHELT scheint mir die Entstehungsweise der Kolbenzellen bei Amiurus nebulosus sehr zu unterstützen. Ich begnüge mich daher mit dem einfachen Hinweis auf die frühere Schilderung der Entstehung und des weiteren Schicksals der Kolbenzellen vom Zwergwels. Den Riesenkernen („Meganuclei" nennt ZIEGLER alle bei den Metazoen vorkommenden außergewöhnlich großen Kerne, mit Ausnahme der Kerne der Genitalzellen) werden wir noch später in den Kolbenzellen von Conger vulg. und Anguilla vulg., wo sie einen sehr lebhaften Sekretionsvorgang auslösen, begegnen.

Aehnlich wie bei den früher von mir genannten Knochenfischen sind auch bei Silurus glanis die Kolbenzellen in der ganzen Oberhaut, mit Ausnahme der Bartfäden und der Lippen, zahlreich zerstreut. Was hier die äußere Form der Kolben anbetrifft, so stellen sie eine Zwischenstufe zwischen Cobytis barbatula einerseits und Amiurus nebulosus andererseits dar. Die jüngsten Kolben sind sehr klein, oval und sitzen mit breitem Fuß dem Stratum Malpighi an (Taf. XXIV, Fig. 65). Weiter folgen im Stratum profundum größere ovale Kolben mit abgerundetem, breitem Fuß (Taf. XXII, Fig. 5 A). Die Kolben der mittleren Schichten wurzeln noch mit ihrem meistens verjüngten Fuß im

Stratum profundum und erstrecken sich mit ihrem sehr breiten Kopf, der den Kern beherbergt, fast bis in das Stratum superficiale (Taf. XXII, Fig. 5). Der Fuß dieser letzteren Kolben ist im Verhältnis zum Kopf nicht so dünn, wie dies bei Cobytis barbatula der Fall ist. Die Kolben dieser Schicht stellen die größten, vollständig ausgewachsenen Kolbenzellen dar. Dicht unter der freien Oberfläche der Haut begegnen wir vollständig abgerundeten, oft sogar tangential abgeplatteten Kolbenzellen von bedeutend geringerem Umfang (Taf. XXII, Fig. 5, 5 A). Auch bei Silurus glanis sind zwischen diesen drei Hauptformen von Kolben alle Uebergangsformen vorhanden. Ich muß gleich hier die Bemerkung machen, daß allen Kolbenzellen immer nur das Anfangs- und Endstadium hinsichtlich der Form gemeinsam ist. Richtig hat daher schon H. Müller (1864) sich ausgesprochen, daß die lange Reihe von Entwickelungsstadien der Kolbenzellen, die man zu zeichnen pflegt, „nicht so zu verstehen ist, als ob jede Zelle die ganze Formfolge durchmachen müßte“ (p. 46). Die Form der Kolbenzellen ist bei Silurus glanis viel variabler, als bei den anderen Knochenfischen. Das hängt von der voluminösen Ausbildung und der halbflüssigen, zähen, gallertartigen Konsistenz des Kolbenplasmas selber ab. Zahlreiche, mehr oder weniger große Abänderungen der Gestalt werden durch diese Umstände bedingt. Wir sehen z. B. auf Taf. XXIV, Fig. 65 A, B, C, Taf. XXII, Fig. 5, daß die Epidermiszellen des Stratum Malpighi ziemlich tief in den Fuß der Kolbenzellen einschneiden. Auf Taf. XXII, Fig. 5, 5 A, 2, Taf. XXIV, Fig. 60 sieht man, wie die prall mit Schleim gefüllten Becherzellen, die sich rasch zwischen den Kolben gegen die freie Hautoberfläche hindurchdrängen, tiefe Einbuchtungen in die benachbarten Kolbenzellen machen können. Schließlich kommt noch folgendes hinzu: wenn in irgend einer Hautregion die Kolbenzellen so zahlreich vorkommen, daß sie sich ganz eng aneinander lagern, so erreichen nur die älteren Kolben die typische Kolbenform; die jüngeren, von der Basalmembran nach oben zu aufrückenden, drängen sich zwischen die älteren hinein und nehmen bei ihrem weiteren Wachstum nur den ganzen übrig gebliebenen Raum für sich in Anspruch; so werden sie gezwungen, eine von der typischen abweichende Gestalt anzunehmen (Taf. XXII, Fig. 5, 5 A, Taf. XXIV, Fig. 60). Dasselbe gilt für die kolbenförmigen Gebilde von Lota vulgaris. An dieser Stelle möchte ich auf die Taf. XXII, Fig. 1, 5, 5 A, 10, 11, Taf. XXIV, Fig. 60, 63 verweisen, um zu zeigen, welchen Deformierungen, die durch die

Druckwirkung der Kolben bedingt sind, die gewöhnlichen Epidermiszellen ihrerseits unterliegen. So viel über die Gestalt der Kolben. Die Größe der Kolben beträgt 0,072—0,162 mm im Höhendurchmesser und 0,036—0,054 mm im Dickendurchmesser. In jeder Zelle liegen immer ein bis zwei große ovale oder runde Kerne, jeder mit je einem Kernkörperchen versehen. In Bezug auf die Farbenreaktionen ist nichts Neues zu dem früher Gesagten hinzuzufügen. Das alkoholische Kresofuchsin gibt auch hier eine schöne Färbung. Aehnlich wie bei Amiurus so kommt auch bei Silurus rings um den Kern ein dunkler Hof vor, der in das umgebende Protoplasma ein Netz von zahlreichen feinen Fäden hinaussendet. Der Hof und die Fäden sind nicht gleichmäßig homogen wie beim Zwergwels, sondern vielmehr dicht, feinkörnig. Beide Gebilde zeigen dieselben Farbenreaktionen, wie der Kern und der Nucleolus, doch ist die Tinktion immer etwas schwächer (Taf. XXII, Fig. 5, Taf. XXIV, Fig. 60). Im Anschluß an die Formveränderungen der Kolbenzellen möchte ich noch ein Experiment, das ich an einem 3 Jahre alten, 25 cm langen Exemplar von Silurus glanis ausgeführt habe, schildern. Diesem Exemplar habe ich ein 1 cm breites und 2 cm langes Hautstückchen (Kopfhaut, interorbital) 4mal zu verschiedenen Zeiten ganz genau an derselben Stelle abgelöst. Die Fig. 5 A, Taf. XXII stammt von dem zuerst entnommenen Hautstückchen und zeigt die normalen Verhältnisse. Als ich nach $1^1/_2$ Monaten bemerkte, daß die Wunde scheinbar geheilt war, habe ich die Operation zum zweiten Mal vollzogen. Es hat sich aber auf Querschnitten gezeigt, daß die Haut noch nicht an allen Stellen vollständig regeneriert war. Das Corium und die Epidermis waren noch stellenweise zerfetzt und von mehreren miteinander zusammengeflossenen Kolben bedeckt. In 6 Monaten nach dieser zweiten Operation war die Wunde so gut geheilt, daß ich mich entschloß, das neuregenerierte Hautstückchen wieder abzutrennen. Das Hautstückchen stammte immer von derselben Stelle und hatte dieselben Dimensionen wie in den 2 ersten Experimenten. Vor dem Abtrennen wurde noch folgendes Experiment ausgeführt: mit einem scharfen Rasiermesser wurde die Haut auf einer ca. $^1/_2$ cm langen Strecke (parallel der längeren Seite des Hautstückchens) ganz leicht angeschnitten, so leicht, daß das Corium vollständig unverletzt geblieben ist und die Wunde gar nicht blutete. Erst in einer halben Stunde nach dieser Operation wurde das ganze Hautstückchen herausgeschnitten, quer in vier ungefähr gleiche Teile zerlegt, mit allen Vorsichts-

maßregeln fixiert, eingebettet und auf Paraffinschnitten untersucht. Es hat sich nun herausgestellt, daß in dem neuregenerierten, 6 Monate alten Hautstückchen die Kolben vollkommen neugebildet waren und ganz normal aussahen. Ein interessantes Aussehen bot die kurze angeschnittene Strecke. Es hat sich nämlich folgendes gezeigt (Taf. XXIV, Fig. 64): rechts von der Einschnittstelle liegen in der Epidermis vollkommen unverletzte Kolben, links davon haben die Kolben ihre Kerne meistens eingebüßt, und es traten in ihnen zahlreiche Vakuolen auf; offenbar wurde ein Teil ihres Plasmas durch den einseitigen Druck des Rasiermessers nach außen herausgepreßt. Die ziemlich breite Wunde selbst zeigt folgendes Bild: auf dem unverletzten Corium sitzt eine Reihe von hohen cylindrischen Epidermiszellen des Stratum Malpighi; in der Wunde, und zum großen Teil über derselben ausgebreitet, sehen wir ein Gebilde, das wie ein Pfropf die wunde Stelle zu schließen scheint. Die Farbenreaktionen zeigen unverkennbar, daß dieses Polster aus 4 Bestandteilen zusammengesetzt ist; den weitaus größten Teil bildet das Kolbenplasma, das aus den verwundeten Kolben herausgetreten und über der Wunde zu einem Stroma in Form von unregelmäßigen Strängen und Ballen zusammengeflossen ist. In diesem Stroma liegen hie und da zerstreut ganze Becherzellen, Pigmentkörnchen und Epidermisfetzen mit vollkommen unverletzten Kolben- und Becherzellen. In dem zusammengeflossenen Kolbenplasma sieht man noch einige wenige Kolbenkerne liegen. Der Vergleich einer ganzen Serie von Querschnitten hat mir den Schluß zu ziehen erlaubt, daß sich dieses Stroma nicht gleichmäßig über die ganze Einschnittstelle ausgebreitet hat, sondern über der Stelle, wo der Einschnitt am tiefsten war, einen ungefähr rundlichen Tropfen gebildet hat. Diese Stelle, wo der Tropfen seinen größten Umfang hat, gibt auch die Fig. 64, Taf. XXIV, wieder. Aus dem ganzen Experiment ergeben sich folgende Tatsachen: die Kolbenzellen besitzen eine gallertige, zähe, dickflüssige Konsistenz, die ihnen unter Umständen ein Zusammenfließen erlaubt. Die Kolben werden durch starke mechanische Eingriffe vakuolisiert und verlieren meistens dabei ihre Kerne. Eine Membran der Kolben, die ich in normalen Verhältnissen nie konstatiert habe, konnte auch bei diesem experimentellen Eingriff nicht wahrgenommen werden. Endlich ergibt sich aus dem Experiment zwar nicht die Notwendigkeit, jedoch die Möglichkeit, daß die Kolbenzellen auch bei natürlichen Verletzungen der Haut sich ähnlich wie beim

Experiment verhalten, d. h. eine Bedeckung der Wunde, eine Art Schorf bilden können.

$4^1/_2$ Monate nach dem oben geschilderten Experiment, nachdem die Haut an der verwundeten Stelle sich neugebildet hatte, konnte ich zum vierten Mal das Tier operieren. Schon makroskopisch hat sich die neugebildete Haut von der sie umgebenden durch die ganz helle Farbe unterschieden. Es war leicht zu erraten, daß die hellere Farbe durch das Fehlen in der Epidermis und in der Cutis von Pigment bedingt war. Und in der Tat haben die mikroskopischen Schnitte diese Annahme insofern bestätigt, als das Pigment hier außerordentlich spärlich vorhanden war. Ferner war die Haut so locker mit dem neugebildeten Corium verwachsen (Taf. XXV, Fig. 67, 75), daß sie sich mit Leichtigkeit von dem letzteren mit einer feinen Pincette abheben ließ. Das zugehörige Corium wurde dann besonders mit Rasiermesser und Schere abgelöst. Es hat sich nun auf mikroskopischen Querschnitten gezeigt, daß der linke Rand des abgetrennten Hautstückchens (längere Seite, parallel der Längsachse des Körpers) noch nicht vollkommen mit der benachbarten alten Haut verwachsen war; die Ränder der alten Wunde waren also an dieser Stelle noch nicht vollkommen geschlossen. Auf Taf. XXIV, Fig. 61 links sehen wir bei schwacher Vergrößerung diesen freien Rand der Wunde. Ich verzichte an dieser Stelle auf die ausführliche Schilderung der Regenerationsprozesse in der Epidermis von Silurus. Um mich kurz zu fassen, möchte ich nur darauf hinweisen, daß die Epidermis basal aus großen cylindrischen Zellen des Stratum germinativum besteht; unterhalb dieser Zellen sehen wir ein lockeres, in Neubildung begriffenes Corium und eine Basalmembran. Außerdem bemerken wir, daß die cylindrischen Zellen des Stratum germinativum sich weiter auf den freien Rand der Wunde fast bis zur freien Oberfläche der Epidermis ausdehnen, wo sie plötzlich aufhören (Taf. XXIV, Fig. 61, *cp*, Fig. 62 C, *cp*), und an ihre Stelle treten die platten Epithelzellen, die ja normal die Oberfläche der Epidermis bekleiden. Nun sehen wir in Fig. 61, Taf. XXIV, daß an einer Stelle sich zwischen den Epidermiszellen ein großer Kolben nach außen hindurchdrängt. Die Fig. 62 A, B, C, Taf. XXIV, stammen aus einer größeren Serie von Querschnitten eines solchen austretenden Kolbens und zeigen, welche unregelmäßige Gestalten die Kolbenzelle außen annimmt. Auch Fig. 66, Taf. XXIV, die von einer an der freien Oberfläche desselben Hautstückchens austretenden Kolbenzelle stammt, zeigt

ein ähnliches Verhalten. Im ganzen Hautstückchen kommen die Kolben in sehr großer Zahl vor; junge Kolbenzellen entstehen so zahlreich, daß noch ganz große, lebenskräftige Kolben dicht unter die Oberfläche gelangen; da aber die ganze neugebildete Epidermis von sehr lockerem Gefüge ist, so werden nach außen sogar diese großen Kolben ausgestoßen, um sofort durch neue jüngere ersetzt zu werden. Dies scheint mir die einfachste und passendste Erklärung des ganzen Vorganges zu sein. In Fig. 67, Taf. XXV, sehen wir einen Teil der Epidermis, welcher ungefähr von der Mitte des regenerierten Hautstückchens stammt, abgebildet. Es ist dies die untere an das Corium angrenzende Hälfte der Epidermis. Zwischen den über dem Corium liegenden Epidermiszellen, die stellenweise sehr locker miteinander verbunden sind, sind zahlreiche Kolbenzellen in allen möglichen Entwickelungsstadien gelagert. Obwohl es nicht angezeigt ist, die Entstehungsweise der Kolben in einer regenerierten Haut direkt auf diejenige in normalen Verhältnissen zu übertragen, so glaube ich doch, daß zwischen beiden eine große Aehnlichkeit, wenn nicht eine vollkommene Uebereinstimmung, bestehen kann. Die jüngsten Kolben unterscheiden sich in ihrer Größe und äußeren Form von den benachbarten Epidermiszellen gar nicht; sie sind ebenso polygonal wie die letzteren. Zunächst sieht man nur, daß der Kern und der Nucleolus etwas größer werden (Taf. XXV, Fig. 68, α, 69, α) und es treten im Kern zahlreiche stark färbbare Chromatinkörnchen auf. Allmählich sammeln sich diese Körnchen an der äußeren Peripherie des Kernes an (Taf XXV, Fig. 68, β, 70); nach und nach bildet sich um den Kern ein dunkler, körniger Hof (Taf. XXV, Fig. 71 und 72), der zunächst einige wenige, später aber zahlreiche lange und feine Fäden von körniger Struktur in das Plasma des Kolbens hinaussendet (Taf. XXV, Fig. 73, 74). Zugleich mit der Ansammlung der Chromatinkörnchen an der Kernperipherie spielen sich im Plasma der Zelle zwei Prozesse ab: die Zelle nimmt allmählich an Umfang zu (Taf. XXV, Fig. 70—74, Taf. XXIV, Fig. 60), ferner geht mit den Wachstumsvorgängen Hand in Hand die Differenzierung des Plasmas der Zelle, die ihren Ausdruck in der gallertartigen Konsistenz und in den spezifischen Farbenreaktionen der Kolben findet. Diese beiden Prozesse möchte ich in Beziehung zu den aus dem Kern ausgewanderten Chromatinkörnchen bringen. Eine ganz analoge Entstehungsweise der Kolben haben wir schon früher bei Amiurus nebulosus gesehen. Auch bei Cobytis barbatula sind die Verhältnisse sehr ähnlich. Was das Verhalten des

Nucleolus und der Chromatinkörnchen anbetrifft, so will ich auf die „Untersuchungen über den Bau der Zelle" von Rohde (1903) verweisen. Rohde beschreibt ausführlich in verschiedenen tierischen Zellen die Entstehung und die Auflösung der Nukleolen. Die Chromatinkörnchen (Nukleinkörper) spielen dabei eine wesentliche Rolle. Die weiteren Entwickelungsvorgänge der Kolben verlaufen in folgender Weise: die Zelle nimmt beständig an Umfang zu, die Chromatinkörnchen lösen die weitere Spezialisierung des Zellleibes aus und werden während des Wachstums der Zelle stark aufgebraucht. Auch die Nukleolen werden mit der Zeit kleiner. Die polygonale Zelle wird unregelmäßig rundlich (Taf. XXV, Fig. 73), dann oval (Taf. XXIV, Fig. 60), bis sie ihre endgültige Größe und die typische Kolbenform erreicht (Taf. XXII, Fig. 5). Nun verbleibt die Kolbenzelle, die so ihre höchste Entwickelungsstufe erreicht hat, eine Zeitlang in den mittleren Schichten der Epidermis; allmählich verliert sie an Umfang, wird rundlich, rückt gegen die freie Oberfläche vor (Taf. XXII, Fig. 5 A, Taf. XXIV, Fig. 63), um schließlich unter Umständen (vgl. p. 618, Zeile 25 von oben) mit den ablebenden Epidermiszellen nach außen abgestoßen zu werden. Zugleich mit diesen Volum- und Lageveränderungen der Zelle werden auch der Kern, der körnige Hof um ihn und die vom Hof ausstrahlenden feinen Fäden rückgebildet. Wenn wir jetzt die Entstehungsweise der Kolbenzellen bei Cobytis, Amiurus und Silurus miteinander vergleichen wollen, so ergeben sich folgende Uebereinstimmungen und Unterschiede: 1) der dunkle Hof um den Kern erscheint bei Amiurus homogen, bei Silurus und Cobytis feinkörnig; dieser Unterschied scheint mir aber ohne besondere Bedeutung zu sein, da bei Amiurus die Körnchen sehr fein und dicht sein und dadurch das homogene Aussehen bedingen können; in beiden Fällen zeigt der dunkle Hof dieselben Farbenreaktionen und dieselbe Entstehungsweise; 2) in allen drei Fällen tritt zuerst eine Vergrößerung des Kernes ein; dann gruppiert sich das ganze Chromatin im Nukleolus, welcher dadurch eine Vergrößerung erfährt; bei Cobytis sind zwei Nukleolen vorhanden, der Kern bleibt ungeteilt; bei Amiurus teilen sich die Nukleolen amitotisch mit nachfolgender Kernteilung; bei Silurus scheinen beide Fälle vorzukommen, da einerseits oft nur ein Kern mit ein bis zwei Nukleolen auftritt, andererseits trifft man zuweilen zwei ovale Kerne mit je einem Nucleolus; 3) bei Cobytis barbatula tritt die erste sichtbare Spezialisierung des Plasmas peripher, mantelartig auf, um erst im weiteren Verlauf sichtbar von den Chromatinkörnchen unterstützt

zu werden; bei Amiurus und Silurus wird diese Spezialisierung vom Anfang an gleichzeitig im ganzen Zellplasma durch die Chromatinkörnchen ausgelöst; 4) in allen drei Fällen nimmt die Kolbenzelle in ihrem Endstadium an Umfang ab und der ganze Kernapparat erfährt eine Rückbildung.

Bei Phoxinus laevis sind die Kolbenzellen wie bei den vorhin beschriebenen Fischen, in der ganzen Oberhaut, mit Ausnahme der Lippen und der Zunge, vorhanden. Sie sind aber nicht sehr zahlreich, besonders beim Männchen während der Brunstperiode, um welche Zeit in der Oberhaut die Perlbildungen zur Entwickelung gelangen. Die Größe der Kolbenzellen beträgt beim Männchen während der Brunstzeit 0,014—0,029 mm Höhe und 0,011—0,025 mm Dicke, beim Weibchen 0,021—0,032 mm Höhe und 0,018—0,025 mm Dicke. In ihrer äußeren Form sind sie ganz ähnlich den Kolbenzellen von Carassius vulgaris, obwohl sie im allgemeinen etwas kleiner sind; sie sind also uuregelmäßig rundlich, oval, von fast der gleichen Höhe und Dicke. Der Kopf der Zelle ist breiter als der Fuß. Beim Männchen sind zur Brunstzeit die Kolben in diesen Hautregionen, wo Perlbildungen vorkommen, oval, sehr schmal und langgezogen (Taf. XXII, Fig. 6A). Jede Kolbenzelle besitzt meistens zwei Kerne von deutlich grobkörniger Struktur; die Kerne tingieren sich so stark, daß man in ihnen die Nukleolen nur selten zu sehen bekommt. Der Kern ist ein- oder allseitig von einem dunklen Hof umgeben, der aus feinen sich schwächer als der Kern mit Chromatinfarbstoffen färbenden Körnchen besteht (Taf. XXII, Fig. 6). Da mir die Entstehung der Kolben bei Phoxinus festzustellen nicht gelungen ist, bin ich nicht in der Lage, auf die Kernverhältnisse näher einzugehen.

Viel eingehender wurden die Kolben von Cyprinus carpio (Spiegelkarpfen) untersucht. Die allgemeine Verteilung der Kolben in der Oberhaut verhält sich ebenso wie bei den früher erwähnten Fischen. Die Kolben sind aber bei Cyprinus sehr zahlreich vorhanden und in 3—6 Schichten übereinander gelagert. Ihrer Form nach nehmen sie eine Mittelstellung zwischen den Kolbenzellen von Cobytis barbatula und Carassius vulgaris ein. Der Höhendurchmesser ist ungefähr doppelt so groß wie der Dickendurchmesser der Zelle. Die Höhe beträgt 0,018—0,047 mm, die Dicke 0,014—0,036 mm. Der Kopfteil des Kolbens ist etwas breiter als der Fuß der Zelle, im ganzen aber ist die Zelle von ovaler Form. Die Kolben von Cyprinus besitzen 2 Kerne mit je einem Nucleolus. Die Kerne sind sehr arm an Chromatin; dieses scheint sich in den

stark tingierbaren Nukleolen anzuhäufen. Rings um die Kerne sieht man einen ganz hellen Hof, der sich mit keinem Farbstoff tingieren läßt. Oberhalb oder unterhalb der beiden Kerne ist ein unregelmäßiges, aus feinen Körnchen bestehendes Klümpchen gelagert. Die Körnchen färben sich mit Kernfarbstoffen, wenn auch sehr schwach. Auf den Bau der Kolbenzellen wirft uns ihre Entstehungsweise helles Licht. Die cylindrischen Epidermiszellen des Stratum Malpighi besitzen einen ziemlich großen blasigen Kern mit 1—2 Nukleolen und zahlreichen, bald feineren, bald gröberen Chromatinkörnchen. Ueber diesen Epidermiszellen kommen hier und da der Form und Größe nach den ersteren ganz ähnliche Zellen vor; diese Zellen haben einen sehr chromatinarmen Kern, dagegen einen sehr großen Nucleolus, der sich stark mit Chromatinfarbstoffen tingiert (Taf. XXIII, Fig. 41, α); auch das Plasma dieser Zellen färbt sich merklich anders als das der gewöhnlichen Epidermiszellen; es färbt sich entweder heller oder dunkler, je nach dem angewandten Plasmafarbstoff. Nun teilt sich in der Zelle der Nucleolus amitotisch (Taf. XXIII, Fig. 42, β, 41, γ) mit nachfolgender Kernteilung; zugleich nimmt auch die Zelle stark an Umfang zu und färbt sich immer heller und heller (eventuell dunkler); rings um den Kern bildet sich ein heller, sich nicht färbender Hof. Es ist wahrscheinlich, daß der helle Hof aus in das Plasma der Zelle hindurchdiffundiertem Kernsaft besteht und die Spezialisierung des Plasmas in der Weise auslöst, wie das die Körnchen des dunklen Hofes tun, welche in den früher beschriebenen Kolbenzellen vorkommen. Daß wir in dem hellen Hof keine künstliche Struktur vor Augen haben, darauf weist uns die weitere Entwickelung der Kolben hin. Während des weiteren Wachstums der Zelle verkleinert sich der helle Hof allmählich und verschwindet später bis auf einen kleinen Rest; die Nukleolen nehmen auch an Umfang ab, zugleich aber erscheinen im Kern sehr feine Chromatinkörnchen (Taf. XXIII, Fig. 43, 44), die sich bald außerhalb des Kernes in dem hellen Hof zu einem ansehnlichen Klümpchen ansammeln (Taf. XXIII, Fig. 45—49). Somit hat die Zelle ihre höchste Entwickelungsstufe erreicht. Nun rückt sie, wie die Kolben bei den anderen Knochenfischen, gegen die freie Oberfläche vor und nimmt dabei an Umfang ab. Während aber bei Cobytis, Amiurus und Silurus in den oberflächlichsten Kolbenzellen der dunkle körnige Hof fast aufgebraucht wird, bleibt hier das körnige Klümpchen am Kern sogar auf den letzten Stadien bestehen. Ich neige der Ansicht zu, daß wir in den Kolbenzellen von Cyprinus carpio mit

dem hellen Hof und dem körnigen Klümpchen am Kern eine Uebergangsform vor uns haben zu den Kolben, welche ein besonderes Sekret in ihrem Innern ausbilden.

Ich gehe ohne weiteres zu den sekretführenden Kolbenzellen von Conger vulgaris, Anguilla vulgaris und Leptocephalus (spec.?) über. Das Exemplar von Conger vulgaris, das ich untersucht habe, war ein ganz junges Individuum der Varietas niger, 7 cm lang und wurde in der Bucht von Villefranche-sur-mer gefangen. Ich habe das Exemplar in Bezug auf die Kolbenzellen untersucht und bin dabei auf ganz neue und interessante Tatsachen gestoßen. Was zunächst die Verteilung der Kolben anbetrifft, so sind sie nicht nur in der ganzen Oberhaut, sondern auch im Epithel der Mundschleimhaut, der Zunge und des Pharynx vorhanden. Ihre Größe beträgt 0,015—0,022 mm Höhe und 0,014—0,021 mm Dicke. Die Kolbenzellen des Pharynxepithels (Taf. XXV, Fig. 76) sind beträchtlich kleiner und kommen nur in einer einzigen Schicht vor, während sie in der Oberhaut in 1—3 Schichten übereinander gelagert sind. Die typische Form der Kolbenzellen bei jungen Individuen von Conger ist die eines Kolbens. Diese typische Form erhält sich aber nur kurze Zeit während der Entwickelung der Zelle und wird bald durch das stark im Innern der Zelle angehäufte Sekret beträchtlich verändert (Taf. XXV, Fig. 77, 78). In jeder Kolbenzelle ist ein großer Kern von feinkörniger Struktur und ein einziger Nucleolus vorhanden. Das Plasma der Zelle erscheint homogen, glänzend und färbt sich mit Plasmafarbstoffen im allgemeinen intensiv, obwohl viel heller und reiner als das der Epidermiszellen. Der Kern färbt sich etwas schwächer mit Kernfarbstoffen als der Kern der gewöhnlichen Epidermiszellen; nur der Nucleolus tingiert sich sehr stark. Das Sekret im Innern der Kolben zeigt keine Schleimreaktion und färbt sich nie mit Kernfarbstoffen, wie z. B. die mucinabsondernden Becherzellen; es zeigt dagegen eine starke Affinität zu den Erythrosinen; mit Pikrinsäure, Lichtgrün S. F. und anderen Plasmafarbstoffen färbt es sich sehr schwach.

Wie bei allen bisher von mir genannten Knochenfischen, so entstehen auch bei den Congeriden die Kolben aus Epidermiszellen des Stratum Malpighi. Allein es verläuft die Entstehung im einzelnen in etwas anderer Weise. Der Kern der cylindrischen Zellen des Stratum germinativum besitzt eine unregelmäßige grobkörnige, kompakte Struktur. Nun finden sich zwischen diesen Zellen andere von annähernd derselben Größe und Form, deren

Kern aber ein anderes Aussehen bietet; er ist größer und sehr feinkörnig (Taf. XXV, Fig. 79, α). Eine solche Zelle löst sich meistens von der Basalmembran ab und rückt ein wenig empor; sie nimmt dabei an Umfang zu und ist leicht durch ihre spezifische Farbenreaktion von den sie umgebenden Epidermiszellen zu unterscheiden (Taf. XXV, Fig. 80, α). Im Kern sieht man deutlich einen großen Nucleolus; rings um den ganzen Kern bildet sich ein schmaler heller Hof, der sich mit Farbstoffen nicht tingieren läßt (Taf. XXV, Fig. 81). Nun erscheint oberhalb (seltener unterhalb oder seitlich) des Kernes eine winzig kleine helle Vakuole, die, wie es scheint, mit einer Flüssigkeit gefüllt ist (Taf. XXV, Fig. 82); auf diesem Stadium färbt sich die Vakuole außerordentlich schwach, aber immerhin mit Kernfarbstoffen; es ist daher möglich, daß der Inhalt der Vakuole aus Kernsaft besteht. Dies angenommen, würde auch der helle sich nicht färbende Hof um den Kern so zu erklären sein, daß der Kern, nach der Ausscheidung von einem Teil des Kernsaftes, sich etwas verkleinert hat und nicht mehr so eng vom Protoplasma der Zelle eingeschlossen wird. Nachdem sich die kleine Vakuole gebildet hat, wächst die Zelle weiter, die Vakuole wird auch größer und es sammeln sich in ihrem Innern sehr feine, stark glänzende, mit Erythrosin und anderen Plasmafarbstoffen tingierbare Körnchen an (Taf. XXV, Fig. 83—86). Die Zelle erreicht ihre endgültige Größe (Taf. XXV, Fig. 87) und von nun an vergrößert sich nur die Sekretvakuole weiter, welche immer mehr und mehr von den Körnchen ausgefüllt wird. Die Körnchen werden allmählich gröber, was vielleicht davon abhängt, daß sich mehrere feine Körnchen zu einem gröberen vereinigen. Die Sekretvakuole schwillt so riesig an, daß sie immer mehr und mehr Raum im Innern der Zelle einnimmt; der Kern wird plattgedrückt (Taf. XXV, Fig. 86—88), die Zelle rundet sich ab, rückt aus den mittleren Epidermisschichten dicht unter die Oberfläche empor, der Kern nimmt eine halbmondförmige Gestalt an (Taf. XXV, Fig. 89, 90) und geht schließlich ganz zu Grunde (Taf. XXV, Fig. 91, 92). Auf diesem Stadium besteht die Kolbenzelle, die nach außen hin meistens nur durch eine einzige Epidermisschicht getrennt ist, aus einer riesigen Vakuole, die mit grobkörnigem Sekret ausgefüllt und von einer dünnen Plasmahülle umgeben wird. Der untere Teil dieser Hülle ist immer sehr dünn (Taf. XXV, Fig. 93, 94), der obere ist viel dicker, nimmt manchmal die Form eines spitzen Käppchens an und färbt sich dabei mit Plasmafarbstoffen, z. B. mit Lichtgrün S. F., viel dunkler als der untere

(Taf. XXV, Fig. 78). Es ist mir nie gelungen, zu sehen, daß eine Kolbenzelle direkt nach außen austritt oder ihr Sekret durch Platzen der Plasmahülle entleert. Auf die Frage, wie denn schließlich diese Kolben zu Grunde gehen, möchte ich mit dem Hinweis auf die Tatsache antworten, daß auch hier die Kolbenzellen bei ihrem Aufrücken gegen die freie Hautoberfläche allmählich an Umfang verlieren (Taf. XXV, Fig. 90—94). Auf welche Weise das aber geschieht, ist schwer positiv zu sagen. Allein wenn wir annehmen, daß das stark lichtbrechende Sekret Zerfall- oder Umbildungsprodukte des Zellplasmas darstellt, dann würde auch die Abnahme des Plasmaleibes in den Kolben von Conger an Umfang ziemlich einfach zu erklären sein. Doch würde diese Erklärung für die nicht sekretführenden Kolbenzellen nicht gut passen. Das Sekret weist keine der gewöhnlichen Schleimreaktionen auf und hat auch keine schleimige Beschaffenheit; es ist stark glänzend, fein- bis grobkörnig und färbt sich nur mit Plasmafarbstoffen. Doch kann es aus Mucin bestehen, da es verschiedene Arten von Mucinen gibt. Ob die Vakuole mit Sekretions- oder Exkretionsstoffen ausgefüllt ist, ist schwer zu entscheiden. Ist doch die Einteilung in Sekretions- und Exkretionsdrüsen in vielen Fällen recht künstlich und bei manchen holocrinen Schleimdrüsen sogar nicht durchführbar. Alles was über die Kolbenzellen des jungen Conger vulg. gesagt wurde, gilt auch für die Kolben von Anguilla vulgaris. Ich verweise darum auf die betreffenden Zeichnungen (Taf. XXV, Fig. 95—104). Bei der jungen, wenige Centimeter langen Anguilla vulgaris sind die Kolben in der ganzen Oberhaut sehr zahlreich vorhanden in 1—4 übereinander gelagerten Schichten; in den Flossen sind sie ziemlich spärlich; sie fehlen nicht in der ganzen Mundschleimhaut, und im Pharynxepithel treten sie neben den Becherzellen sehr zahlreich auf. Die Größe der Kolben beträgt 0,011—0,018 mm Höhe, 0,007—0,011 mm Dicke im Pharynxepithel und 0,018—0,029 mm Höhe, 0,011—0,014 mm Dicke in der Oberhaut. Der Form nach sind sie also weniger dick, dafür aber mehr langgezogen als bei dem jungen Conger. In ihrem Bau und der Entstehung gleichen sie vollkommen den Kolben des letzteren, wie dies leicht aus den Zeichnungen zu ersehen ist. In Bezug auf die Farbenreaktionen ist noch einiges hinzuzufügen. Es färben sich nämlich die Kerne der jüngsten Kolbenzellen ziemlich schwach mit Kernfarbstoffen. Nachdem aber am Kern der helle Hof und die Sekretionsvakuole sich gebildet haben, tingiert sich der Kern sehr stark. Diese

Tatsache glaube ich in dieser Weise deuten zu dürfen, daß die Sekretionsvakuole aus dem wenig färbbaren Kernsaft besteht, und wenn dieser wenig färbbare Bestandteil dem Kern entzogen wird, fängt der Kern sich stark zu tingieren an. Die stark lichtbrechenden Sekretkörnchen sind auch bei Anguilla fein- bis grobkörnig. Die Fig. 104, Taf. XXV, zeigt diese Körnchen bei tausendfacher Vergrößerung gezeichnet. Die feinsten Körnchen findet man immer in den kleinen Vakuolen der jüngsten Kolben, die gröberen sind in großen Vakuolen der älteren Zellen angesammelt. Es sei noch zu erwähnen, daß nach manchen Fixierungsgemischen in allen Kolben die Körnchen sehr feinkörnig erscheinen. Dabei sind sie oft in den älteren Kolben so dicht zusammengefügt, daß sie ein homogenes Aussehen annehmen (Taf. XXV, Fig. 102, 103). Bei der ausgewachsenen Anguilla vulgaris. var. latirostris sind die Kolben 0,018—0,029 mm hoch und 0,018—0,025 mm dick. Sie sind in der ganzen Oberhaut und im Epithel der Zunge zahlreich in 1—3 übereinander gelagerten Schichten vorhanden. Was die Form anbetrifft, so sind sie etwas länger und dicker als die Kolben von dem jungen Conger. Das Exemplar, welches ich untersuchte, stammte aus dem Süßwasser; es wurde von mir folgendem Experiment unterworfen: Im Aquarium der Zoologischen Station in Roscoff wurde das Tier 14 Tage in Meerwasser gehalten. Wider mein Erwarten ist der Versuch negativ ausgefallen insofern, als der Wechsel des umgebenden Mediums weder auf die sekretorische Tätigkeit der Kolben, noch auf die gesamte Epidermis irgend einen merklichen Einfluß ausgeübt hat. Wesentlich anderen Verhältnissen begegnen wir bei erwachsenen Individuen von Conger vulgaris, var. niger und bei Leptocephalus, einer vermutlichen Congeridenlarvenform. Die Kolben sind bei Conger vulgaris in der ganzen Oberhaut außerordentlich zahlreich vorhanden und dabei in 1—5 Schichten übereinander gelagert; im Epithel der Zunge kommen sie in 2—3 Schichten vor. Die Größe dieser Kolben mißt 0,018—0,072 mm der Höhe und 0,007—0,014 mm der Dicke nach. Am kleinsten sind die Kolben in der Zunge, den Lippen und den Flossen (Taf. XXVI, Fig. 105—122), am größten in der Seiten-, Rücken- und Bauchhaut (Taf. XXVI, Fig. 123—125). Die jüngsten Kolbenzellen haben eine ovale Gestalt; der Fuß der Zelle ist nur sehr wenig schmäler als der Kopf (Taf. XXVI, Fig. 104—113). Die ausgewachsenen Kolben sind sehr langgezogen; der Fuß ist schmal und der Kopf sieht wie aufgebläht aus. Die ältesten Kolben, die

dicht unter der freien Hautoberfläche liegen, sind ganz rund und besitzen keinen Fuß. Doch ändert sich die Gestalt der Zellen bei einem und demselben Tier innerhalb ziemlich weiter Grenzen; es hängt dies von dem Höhendurchmesser der Epidermis ab, der in verschiedenen Hautregionen verschieden groß ist. Jede Kolbenzelle besitzt einen einzigen ovalen Kern, welcher distal gelegen ist. Das Chromatin des Kernes tritt in Form eines dichten Netzwerkes feiner Fäden auf, die sich in der Richtung der längeren Achse des ovalen Kernes zu einem Knoten verdicken. Die Form dieses Knotens ist sehr verschieden und hängt, wie man leicht aus den Zeichnungen ersehen kann, von der Gestalt und der sekretorischen Tätigkeit des Kernes ab. So ist der Chromatinknoten im allgemeinen in ovalen Kernen lang, stäbchenförmig (Taf. XXVI, Fig. 105, 108, 112) in runden mehr oder weniger rund (Taf. XXVI, Fig. 114, 116) und schließlich in halbmondförmigen ist er sichelartig gekrümmt (Taf. XXVI, Fig. 118—120). Ein Nucleolus ist sehr schwer zu erkennen. Nach Fixierung in starken Osmiumgemischen erzielt man mit alkoholischem Kresofuchsin eine spezifische dunkle blaulila Färbung des gallertigen Plasmaleibes der Zelle. Das chromatische Netzwerk des Kernes tingiert sich mit Kernfarbstoffen. Das kompakte, homogene Sekretkügelchen färbt sich stark glänzend mit Plasmafarbstoffen: goldgelb mit Pikrinsäure, glänzend rot mit Rubin S. Anßerdem ist noch hinzuzufügen, daß das Sekret eine viel stärkere Affinität als der Plasmaleib der Zelle zu allen Plasmafarbstoffen besitzt. Trotz sehr eingehenden Untersuchungen an mehreren Exemplaren von Conger vulgaris ist es mir nicht gelungen, direkt die Umbildung einer gewöhnlichen Epidermiszelle zur Kolbenzelle festzustellen. Die Epidermiszellen des Stratum Malpighi sind cylindrisch und besitzen einen ovalen Kern, der eine netzartige Anordnung seiner Chromatinfäden aufweist. Die Chromatinfäden tingieren sich stark und verdichten sich in der Mitte des Kernes zu einem etwas dickeren Stab. Ein Nucleolus ist nicht wahrnehmbar. Nun unterscheiden sich schon die allerjüngsten Kolben, die ich beobachtet habe, von den cylindrischen Zellen des Stratum Malpighi erstens durch ihre Größe und die kolbenförmige Gestalt, zweitens durch ihren etwas größeren Kern, der übrigens die gleiche Struktur besitzt, und drittens durch die spezifischen Farbenreaktionen ihres Plasmaleibes (Taf. XXVI, Fig. 105, 106). Diese Kolben rücken ein wenig empor, und in der unmittelbaren Nähe des Chromatinknotens erscheinen 1—3 winzig kleine Kügelchen, welche durch

ihre Gestalt und die hell glänzende Färbung mit sauren Anilinfarbstoffen von den dunkelgefärbten Chromatinfäden scharf abstechen (Taf. XXVI, Fig. 107, 108). Der Kern und der Plasmaleib nimmt an Umfang zu und die Kügelchen, die inzwischen auch ein wenig größer geworden sind, rücken gegen die Kernmembran vor (Taf. XXVI, Fig. 111, α); sie stülpen dabei ein wenig die Kernmembran nach außen aus und werden inzwischen von ihr rings umwachsen (Taf. XXVI, Fig. 109, 110, α, β). Jetzt platzt die dünne Kernmembran an einer Stelle und die Kügelchen treten nach außen in das Plasma der Zelle heraus (Taf. XXVI, Fig. 111, β, 112). Wenn im Kern zu gleicher Zeit mehrere Kügelchen entstehen, so scheint es, daß sie noch vor ihrem Austritt zu einer größeren Kugel zusammenfließen können (Taf. XXVI, Fig. 110, β), oder es geschieht dies erst im Moment des Austretens, wie dies die Fig. 112, Taf. XXVI, deutlich zeigt. Das Kügelchen ist im Plasma der Zelle von einem hellen sich nicht färbenden Hof umgeben. Diesen hellen Hof glaube ich darauf zurückführen zu dürfen, daß mit dem Kügelchen aus dem Kern zugleich ein wenig Kernsaft ausgestoßen wird. Die Fig. 110, α, β, Taf. XXVI, welche die Umschließung des Kügelchens durch die Kernmembran zeigen, würden dafür besonders deutlich sprechen. Hinter dem aus dem Kern ausgestoßenen Kügelchen schließt sich die Membran wieder (Taf. XXVI, Fig. 113) und das Kügelchen bleibt ganz dicht an der äußeren Peripherie der Kernmembran sitzen. Nun nimmt das Kügelchen stark an Umfang zu, der ovale Kern wird dabei kleiner und kugelig (Taf. XXVI, Fig. 114). Dieser Vorgang schreitet in derselben Weise weiter fort, und je mehr das Kügelchen an Umfang zunimmt, desto kleiner wird der Kern und desto größer wird die Kontaktfläche zwischen Kügelchen und Kern (Taf. XXVI, Fig. 115, 116, 110, γ); und es ist selbstverständlich, daß bei diesem Vorgang der Kern immer mehr und mehr eingebuchtet werden muß (Taf. XXVI, Fig. 117, 118). Bis zu diesem Stadium in der Entwickelung der Kolbenzelle nimmt das Sekretkügelchen beständig an Umfang zu und bleibt dabei in sehr engen Beziehungen zu dem Kern. Andererseits sehen wir, daß unterdessen der Plasmaleib der Zelle an Umfang abnimmt. Offenbar also vergrößert sich das Sekretkügelchen auf Kosten des Zellleibes und der Kern spielt dabei eine wesentliche Rolle. Wenn nun die Zelle ihr endgültiges Wachstum erreicht und ihre sekretorische Tätigkeit erfüllt hat, geht der Kern, der nicht mehr notwendig ist, rasch zn Grunde (Taf. XXVI, Fig. 119, 120). In der Tat vermissen wir immer den

Kern in den Kolben, welche dicht unter der freien Oberfläche der Epidermis liegen; diese Zellen bestehen nur aus dem Sekretkügelchen, welches von der dünnen Plasmahülle durch einen schmalen hellen Hof getrennt ist (Taf. XXVI, Fig. 121, 122). Ein direktes Austreten oder Abstoßen der Kolben aus der Epidermis habe ich niemals sehen können. Daß dies aber möglich ist, zeigt uns eine Zeichnung der Haut von Leptocephalus (Taf. XXVI, Fig. 127).

Bei Leptocephalus (spec.?) kommen die Kolben in der ganzen Oberhaut vor. Da aber die Epidermis 1- bis höchstens 4-schichtig ist, so sind auch die Kolben nur in einer Schicht vorhanden (Taf. XXVI, Fig. 128). Nur an der Ansatzstelle der Rückenflosse, in dem Winkel, welchen die Flosse mit der angrenzenden Körperoberfläche bildet, ist die Epidermis mehrschichtig, und da kommen auch die Kolben in 1—3 Schichten vor (Taf. XXVI, Fig. 127). Die Größe der Kolben beträgt 0,011—0,025 mm Höhe und 0,011—0,018 mm Dicke, ist also ungefähr dieselbe wie bei jungen Individuen von Conger vulg. Sehr interessant ist die Form der Kolben in der Seitenhaut, welche nur aus 4 Zellschichten besteht. Wie die Epidermiszellen sind hier auch die Kolben auf Querschnitten der Haut spindelförmig, plattgedrückt, nur sind sie bedeutend größer als die ersteren. Nun wissen wir schon, daß die Kolben immer aus den Zellen der tieferen Epidermisschichten entstehen; die epidermale Abstammung der Kolben bestimmt auch während der ersten Entwicklungsstadien ihre Form und Lage, d. h. die längere Achse der Kolben bleibt immer parallel der längeren Achse der Epidermiszellen des Stratum germinativum. Wenn also diese letzteren Zellen cylindrisch sind und ihre längeren Achsen senkrecht zu der freien Hautoberfläche stehen, so nehmen auch die Kolbenzellen in ihrem Wachstum der Höhe nach an Ausdehnung zu (Taf. XXVI, Fig. 127). Und umgekehrt, wenn diese Zellen spindelförmig sind und mit ihren längeren Achsen sich parallel zu der Hautoberfläche richten, so wachsen auch die Kolben in dieser Richtung und sehen dann wie tangential abgeplattet aus (Taf. XXVI, Fig. 128). Derselben Erscheinung sind wir schon früher bei Silurus glanis (Taf. XXV, Fig. 71, 72) und bei Amiurus nebulosus (Taf. XXIII, Fig. 19—21) begegnet. Doch eins möchte ich noch hinzufügen, das deutlich aus den Präparaten von der regenerierten Haut des Silurus hervorgeht (vgl. Taf. XXIV, Fig. 60; Taf. XXV, Fig. 67—73). Wir sehen nämlich, daß dort die

an das Corium angrenzenden Epidermiszellen spindelförmig oder polygonal, immer aber plattgedrückt erscheinen; dieselbe Form nehmen auch die jüngsten Kolbenzellen an. Erst die älteren Kolben in den höheren Epidermisschichten dieses Hautstückchens emanzipieren sich und nehmen die langgestreckte kolbenförmige Gestalt an (Taf. XXIV, Fig. 60). Dann sind sie mit ihren längeren Achsen senkrecht zu der freien Hautoberfläche gerichtet, also gerade umgekehrt wie die jüngeren Kolben. Und dies verdanken sie dem Umstand, daß die Epidermis des obengenannten Hautstückchens einen beträchtlichen Höhendurchmesser besaß. In anderen Fällen richtet sich die längere Achse der ovalen Kolbenzelle immer parallel der Hautoberfläche (vgl. Taf. XXIII, Fig. 19—22; Taf. XXVI, Fig. 128). Der Schluß, den ich aus obigen Ausführungen ziehe, ist folgender: die voll entwickelten ovalen Kolben nehmen in einer mehrschichtigen Epidermis immer eine solche Lage ein, daß ihre längeren Achsen senkrecht zur Hautoberfläche stehen, auch wenn die Lage der jüngsten Kolben eine andre war (Taf. XXIV, Fig. 71). Was weiter die Kolben von Leptocephalus anbetrifft, so habe ich noch hinzuzufügen, daß sie in ihrem Bau, Farbenreaktionen und Entstehung des Sekretkügelchens vollkommen den Kolben der erwachsenen Individuen von Conger gleichen. Ich verweise daher auf die Zeichnungen, welche sich auf Leptocephalus beziehen (Taf. XXVI, Fig. 126—128). Ein Vergleich aller oben geschilderten sekretführenden Kolbenzellen untereinander führt uns zu folgenden Ergebnissen: 1) Die Kolben der Apodes unterscheiden sich hinsichtlich ihrer Form und Größe nur wenig voneinander; 2) bei einem Teil dieser Familie entsteht das Sekret extranukleär und ist fein-bis grobkörnig; bei dem anderen Teil, bei den zwei letzteren Fischen, entsteht das Sekret intranukleär in Form eines kleinen kompakten Kügelchen, welches erst nach seinem Austritt aus dem Kern einen weiteren Zuwachs erfährt.

Ich fühle mich noch veranlaßt, eine kurze Mitteilung über die kolbenförmigen Gebilde der Gadiden zu machen, nämlich aus dem Grunde, weil Leydig in einer seiner Abhandlungen (1879) bei Lota vulgaris Kolbenzellen beschrieben hat, die sich ein wenig von den Kolben andrer Knochenfische unterscheiden, immer aber einen basal gelegenen Kern besitzen. Leydigs Befunde habe ich schon früher (vgl. Literaturangaben) besprochen. In seiner letzten Arbeit (1895) fügt Leydig nichts neues über den Bau dieser

Kolben hinzu und beruft sich nur auf seine früheren Untersuchungen von 1879. Ich möchte jetzt die Resultate meiner eigenen Untersuchungen kurz mitteilen. Ich habe mehrere Exemplare von Lota vulgaris und ein Exemplar von Lota molva untersucht. Ich fand immer, daß die „Kolbenzellen“ hier nie einen Kern besaßen. Hinsichtlich ihrer Form ähneln sie im allgemeinen den Kolbenzellen mancher Physostomen. Die Konsistenz dieser Gebilde ist so dünnflüssig, daß es nur mit äußerster Mühe gelang, den Inhalt dieser Zellen ohne Schrumpfung zu fixieren. Die Gebilde sind bei Lota vulgaris in 1—4 Schichten in der ganzen Oberhaut und im Zungenepithel vorhanden; sie fehlen stets in den Bartfäden. Von den Kolbenzellen anderer Knochenfische zeichnen sie sich durch ihre außerordentliche Größe aus; sie messen 0,036—0,216 mm der Höhe nach und 0,015—0,036 mm der Dicke nach. Sie sind immer von ovaler Gestalt; das untere Ende ist oft schmäler als das obere, doch nie verjüngt es sich zu einem langen Fuß, wie dies z. B. bei Cobytis barbatula der Fall ist. Die „Kolben“ von Lota sind sehr empfindlich gegen allerlei Druckwirkungen und erleiden sehr mannigfache Deformierungen ihrer Gestalt, ähnlich wie bei vielen anderen Knochenfischen. Bei ihrem Vorrücken gegen die freie Oberfläche nehmen sie stark an Umfang ab. In einem Hautstückchen von großem Höhendurchmesser richten sie sich mit ihren längeren Achsen senkrecht zur freien Hautoberfläche (Taf. XXII, Fig. 10). Dagegen in der Zunge sind sie tangential abgeplattet (Taf. XXII, Fig. 11). In Bezug auf die Farbenreaktionen zeigen diese kolbenförmigen Gebilde dasselbe Verhalten, wie die Kolbenzellen anderer Knochenfische. Trotzdem ich mir die größte Mühe gegeben habe, die Befunde von Leydig zu bestätigen, ist es mir nie gelungen, weder das Käppchen, noch die Innensubstanz, noch den Kern wahrzunehmen. Bei guter Fixierung ohne Schrumpfung konnte ich nur einen ovalen Körper aus stark lichtbrechendem, feinkörnigem Protoplasma sehen. Durch das Fehlen der Kerne verlieren diese kolbenförmigen Gebilde den eigentlichen Zellcharakter. Ich hoffte noch feststellen zu können, daß die Kerne auf einer frühen Entwickelungsstufe dieser Gebilde beim Embryo vorhanden sein müßten. Dank dem liebenswürdigen Entgegenkommen des Herrn Prof. Heuscher (Zürich) und der tatkräftigen Unterstützung des Fischereiaufsehers der kantonalen Fischbrutanstalt Wangen-Zürich, Herrn A. Wintsch, war ich in der Lage, Befruchtungsversuche an Lota vulgaris anzustellen. Leider ist die ganze Brut nach 14 Tagen durch Pilzkrankheit zu Grunde gegangen.

Sehr ähnliche Gebilde, wie bei Lota vulgaris und molva, fand ich bei Gadus luscus, Merlangus pollachius, Motella tricirrata. Außerdem fand ich bei den drei letzten Gadiden und bei Lepadogaster Gouanii bisher noch nicht beschriebene Körnerzellen, die etwas an die Körnerzellen von Petromyzon erinnern. Die Resultate aller dieser Untersuchungen behalte ich mir für eine spätere Veröffentlichung vor.

Einstweilen möchte ich noch nicht entscheiden, ob die kolbenförmigen Gebilde der Gadiden und einiger früher von mir erwähnten marinen Acanthopteren den Kolbenzellen der Physostomen vollkommen entsprechen. Vieles spricht dafür, doch eines, nämlich das Fehlen der Kerne, spricht dagegen.

Zusammenfassung.

Die Resultate meiner Untersuchungen fasse ich in folgender Weise zusammen:

1) Die Kolbenzellen sind vorhanden in der Epidermis der Cyclostomen und der Knochenfische. Innerhalb der Ordnung der Knochenfische kommen die Kolben nur bei den Physostomen vor. Eine Ausnahme bildet hier die Familie der Salmoniden, bei welchen die Kolben gänzlich fehlen. Es ist noch nicht sicher, ob die kolbenförmigen Gebilde der Gadiden und einiger marinen Acanthopteren als wirkliche Kolbenzellen zu betrachten sind. Die Kolbenzellen können bei sehr nahe verwandten Familien der Fische fehlen oder vorhanden sein.

2) Bei den Gattungen, bei welchen die Kolbenzellen vorhanden sind, kommen sie in der ganzen Oberhaut vor, mit der Einschränkung, daß sie immer in den Bartfäden und mit wenigen Ausnahmen in der Lippenhaut fehlen. Bei Gattungen, bei welchen die Kolben in der Lippenhaut vorkommen, erstrecken sie sich auch weiter auf das Epithel der Zunge, der Mundschleimhaut und sogar des Pharynx bei sehr jugendlichen Individuen. Die Verteilung der Kolben ist keine gleichmäßige. Das Maximum der Zahl fällt auf die Kopfhaut der Nackengegend, das Minimum auf die Brust- und Schwanzflosse. Die absolute Größe des Maximums ist bei den verschiedenen Gattungen sehr verschieden; das Minimum ist bei allen nahezu gleich. Individuelle Unterschiede in Bezug auf die Verteilung der Kolben sind gering. Die Schuppen haben zu der Verteilung keine direkte Beziehung. Ebenso üben die

Jahreszeiten keinen direkten Einfluß auf das Vorkommen und die Verteilung der Kolben aus. Die Perlbildungen in der Epidermis der Fische, während der Brunstzeit, üben auf die Form und Verteilung der Kolben einen großen Einfluß aus.

3) Hinsichtlich der Größe unterliegen die Kolbenzellen nicht nur bei den verschiedenen Gattungen der Fische, sondern auch bei einem und demselben Individuum Schwankungen innerhalb weiter Grenzen.

Die Höhe der Kolben beträgt: 0,011—0,025 mm bei Leptocephalus, 0,018—0,072 mm bei Conger vulgaris, 0,072—0,162 mm bei Silurus glanis, 0,036—0,216 mm bei Lota vulgaris.

Die Dicke betrifft: 0,011—0,018 mm bei Leptocephalus, 0,007—0,014 mm bei Conger vulgaris, 0,036—0,054 mm bei Silurus glanis, 0,015—0,036 mm bei Lota vulgaris.

4) Der Zellleib der Kolben und das Sekret färben sich nur mit Plasmafarbstoffen. Die Kolben unterscheiden sich in ihren spezifischen Farbenreaktionen von den übrigen Bestandteilen der Epidermis.

5) Die Kolben bestehen aus einem umfangreichen Zellleib von dick- oder zähflüssiger gallertiger Konsistenz. Diese Gallerte ist homogen und stark lichtbrechend. Eine Membran oder ein Ectoplasma kommt nicht zur Ausbildung. Im Innern jeder Kolbenzelle liegen 1—3 große Kerne mit je einem größeren oder kleineren Nucleolus. Die Nukleolen scheinen nie zu fehlen. Die Nukleolen sind nukleinhaltig, phosphorreich. Es sind also keine sogenannten „echte Paranukleinnukleolen". In manchen Arten von Kolbenzellen ist um den Kern ein feinkörniger oder homogener dunkler Hof vorhanden. Der Hof besteht aus Chromatin. Von dem Hof strahlen in den Leib der Zelle lange oder kurze feine Fäden aus. Bei der Familie der Apodes bildet sich im Innern der Kolbenzellen ein besonderes Sekret aus.

6) Die Veränderungen in der Form und der Lage der Kolbenzellen haben zu vielen Mißverständnissen unter den einzelnen Autoren geführt. Die Lage und die Form der Kolben ist bei allen Gattungen sehr veränderlich und durch die Entwickelungsphasen der Zellen bedingt. Die jüngsten Kolben sitzen meistens dicht der Basalmembran oder den cylindrischen Zellen des Stratum germinativum an und haben die Form und Größe der letzteren Zellen. Unter allmählicher Veränderung der Form und Zunahme an Umfang rücken die Kolben in die mittleren Schichten der

Epidermis empor und lösen sich von der Basalmembran gänzlich ab. In den mittleren Epidermisschichten erreichen sie die typische Kolbengestalt. Im weiteren Verlauf nehmen die Kolben stark an Umfang ab; sie werden kugelig, manchmal sogar tangential abgeplattet und rücken ganz dicht unter die freie Oberfläche der Epidermis vor, um unter Umständen nach außen abgestoßen zu werden. Die Kolben sind während ihres Vorrückens gegen die freie Oberfläche zahlreichen Druckwirkungen ausgesetzt und erleiden dabei mannigfaltige Deformationen in der Gestalt. Die Gestalt der Kolben bei verschiedenen Gattungen ist ziemlich verschieden und hängt von dem inneren Bau und der Entstehungsweise dieser Zellen ab. Die Gestalt der Kolben bei einem und demselben Individuum steht, außer mit den verschiedenen Phasen der Entwickelung, noch mit der Höhe der Epidermis in Zusammenhang.

7) Alle Kolbenzellen entstehen aus Epidermiszellen des Stratum germinativum oder profundum. Auf die Frage, warum denn die eine und nicht die andere Epidermiszelle zur Kolbenzelle umgebildet wird, ist schwer positiv zu antworten. Im allgemeinen müßte das auf Lokalisation der spezifischen stofflichen Tätigkeit der Zelle zurückgeführt werden. Die erste sichtbare Anregung zur Umbildung geht vom Kern der Zelle aus. Es geschieht dies aber in sehr verschiedener Weise. Die Vorgänge, die sich am Kern abspielen und im allgemeinen allen Arten von Kolbenzellen gemeinsem sind, sind folgende: a) Vergrößerung des Umfanges des Kerns, was das weitere Wachstum der ganzen Zelle verursacht; b) Neuanordnung des Chromatins und Entstehung eines großen chromatinreichen Nucleolus, wenn derselbe noch nicht vorhanden war (junger Conger, Anguilla); c) Vergrößerung des Nucleolus (Cobytis, Amiurus, Silurus, Cyprinus); d) amitotische Zwei- oder Dreiteilung des Nucleolus (Cobytis, Amiurus, Silurus, Cyprinus) mit nachfolgender Fragmentation des Kerns (Amiurus, Cyprinus, eventuell Silurus); e) starkes Wachstum der Nukleolen und der Kerne nach der Teilung (Amiurus); f) totaler oder teilweiser Zerfall der Nukleolen in Chromatinkörnchen und deren Auswanderung in den Plasmaleib der Zelle (Cobytis, Amiurus, Silurus, Cyprinus) bedingt die weitere Spezialisierung und das Wachstum des Plasmaleibes. Die Spezialisierung des Plasmaleibes der Zelle ist bei Anguilla, bei Conger im Jugendstadium und bei Cyprinus eine gleichzeitige, totale und wird bei Silurus und Amiurus vom

ersten Anfang an deutlich von den Chromatinkörnchen ausgelöst. Bei Cobytis barbatula beginnt die Differenzierung des Plasmaleibes zunächst an der Peripherie der Zelle, mantelartig und wird erst im weiteren Verlauf von den Chromatinkörnchen befördert. Die Kolbenzellen von Cyprinus stellen wahrscheinlich eine Uebergangsform dar zwischen den gewöhnlichen Kolbenzellen und denen, bei welchen es zur Ausbildung eines besonderen Sekretes kommt. Bei Anguilla und Conger im Jugendstadium entsteht das Sekret extranukleär und ist feinkörnig; bei erwachsenen Congerindividuen und bei Leptocephalus entsteht das Sekret intranukleär und stellt ein kompaktes, homogenes, glänzendes Kügelchen dar. Das weitere Schicksal ist allen Arten von Kolbenzellen gemeinsam: Abnahme an Umfang unter allmählicher Rückbildung des ganzen Kernapparates.

8) Für die Beurteilung der Funktion und der Bedeutung der Kolbenzellen sind folgende Momente von Wichtigkeit: a) Verteilung in der Epidermis; b) Zusammenhang zwischen der Höhe der Epidermis und der Zahl der übereinander gelagerten Schichten von Kolben; c) Bau der Kolbenzellen; d) gallertartige Konsistenz des Plasmaleibes der Kolben; e) voluminöse Ausbildung; f) Form- und Lageveränderungen; g) langer Verbleib in den mittleren Epidermisschichten und Abnahme an Umfang beim Vorrücken gegen die freie Oberfläche; h) eventuelle Aus- und Abstoßung der Kolben; i) Entstehung der Kolben aus gewöhnlichen Epidermiszellen des Stratum germinativum; k) Ausbildung eines besonderen Sekretes in den Kolbenzellen der Apodes.

9) Auf Grund dieser oben angeführten Tatsachen müssen wir annehmen, daß die Kolbenzellen nicht nur eine einzige Funktion zu besorgen haben. Einen exkretorischen Drüsencharakter dieser Zellen erkennt man besonders deutlich in den Kolben von Conger, Anguilla und Leptocephalus. Wie in echten Drüsenzellen so kommt es auch hier zur Ausbildung spezifischer Produkte und ihrer Beförderung nach außen. Doch haben auch die Kolbenzellen anderer Physostomen einen Drüsencharakter. Sie entstehen aus Epidermiszellen; ihr ganzes Protoplasma erfährt eine schleimig-gallertige Umbildung und die Zelle als ganzes Gebilde wird unter Umständen nach außen abgestoßen. Das charakteristische Merkmal für diese Kolben als Drüsenzellen ist der Umstand, daß sie, dicht unter der Oberfläche angelangt, schon stark an Umfang verloren haben. Auf welche Art dies geschieht, ist schwer zu entscheiden.

Die Konsistenz der Kolben, ihre voluminöse Ausbildung, ihre Verteilung, ihr langer Verbleib in den mittleren Epidermisschichten und das früher erwähnte Experiment an Silurus glanis, welches zu beweisen scheint, daß die Kolben über einer Wunde eine Art Schorf bilden können, alles das spricht dafür, daß diesen Zellen auch die Bedeutung von Stütz- und Schutzorganen für die weiche Epidermis zukommt. Die Kolbenzellen sind also eigenartige einzellige Drüsenzellen, welchen außerdem eine stützende Funktion zukommt.

Die Anregung zur vorliegenden Arbeit verdanke ich Herrn Prof. Franz Eilhard Schulze (Berlin), dem ich an dieser Stelle den besten Dank ausspreche für sein Interesse, das er an dem Verlauf meiner Arbeit genommen hat. Gleich zu Beginn meiner Untersuchungen war ich genötigt, dieselben zu unterbrechen; erst nach einiger Zeit konnte ich die Arbeit wieder aufnehmen und sie im Zoologischen Laboratorium der Universität Zürich fortsetzen und beendigen. Ich fühle mich daher besonders verpflichtet, meinen hochverehrten Lehrern, den Herren Prof. Arnold Lang und Prof. Karl Hescheler meinen innigen Dank auszusprechen für die vielen Ratschläge, die sie mir zu teil werden ließen. Herrn Prof. A. Lang bin ich speziell einen herzlichen Dank schuldig dafür, daß er mir es ermöglichte, an den zoologischen Stationen in Roscoff und Villefranche einen Arbeitstisch zu erhalten, wo ich Gelegenheit hatte, meine Untersuchungen an 21 marinen Gattungen und Arten von Fischen auszuführen. Ich kann nicht umhin, dem Direktor der Zoologischen Station in Roscoff, Herrn Prof. Yves Délage, und Herrn Dr. Davidoff (Villefranche) für die freundliche Ueberlassung der Arbeitsplätze bestens zu danken.

Literaturverzeichnis.

1845 Agassiz et Vogt, Anatomie des Salmones. Mém. de la Soc. des sc. nat. de Neuchâtel.

1850 Leydig, Fr., Ueber die Haut einiger Süßwasserfische. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. III.

1857 Kölliker, A., Ueber sekundäre Zellmembranen, Cuticularbildungen und Porenkanäle in Zellmembranen. Verhandl. d. Phys.-Med. Gesellsch. in Würzburg, Bd. VII u. VIII.

1860 Kölliker, A., Ueber den Inhalt der Schleimsäcke der Myxinoiden und die Epidermis der Neunaugen. Würzb. Naturw. Zeitschr., Bd. I.

1861 Schultze, M., Die kolbenförmigen Gebilde in der Haut von Petromyzon und ihr Verhalten im polarisierten Lichte. Arch. f. Anat., physikal. und wiss. Medic. (du Bois-Reymond).

1864 Müller, H., Bemerkungen über die Epidermis von Petromyzon. Würzb. naturw. Zeitschr., Bd. V.

1867 Schulze, F. E., Epithel- und Drüsenzellen. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. III.

1873 Langerhans, P., Untersuchungen über Petromyzon Planeri. Sonderabdr. aus dem Bericht. üb. die Verhandl. d. Naturf.-Ges. zu Freiburg i. Br., Bd. VI, H. 3.

1876 Föttinger, A., Recherches sur la structure de l'épiderme des Cyclostomes. Bullet. de l'Acad. Royale de Belgique. Sér. 2, T. LXI.

1879 Leydig, F., Hautdecke und Hautsinnesorgane der Fische. Festschr. der Naturf.-Ges. in Halle.

1886 Fritsch, G., Die äußere Haut und die Seitenorgane des Zitterwelses. Sitzber. d. kgl. Preuß. Akad. d. Wiss., Bd. XXII.

1887 Fritsch, G., Die elektrischen Fische, I. Abt. Leipzig, Veit & Co.

1887 Korschelt, Ueber die Bedeutung des Kerns für die tierische Zelle. Sitzber. der Gesellsch. Naturf. Freunde zu Berlin.

1887 Ziegler, H. E., Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXX.

1889 Pogojeff. Ueber die Haut des Neunauges. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXIV.

1891 Flemming, W., Ueber Teilung und Kernformen bei Leukocyten und über deren Attraktionssphären. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVII.

1891 Ziegler, H. E., Die biologische Bedeutung der amitotischen (direkten) Kernteilung im Tierreich. Biol. Centralbl., Bd. X, No. 12 u. 13.

1892 Leydig, F., Integument brünstiger Fische. Biolog. Centralbl..

1892 Schulze, F. E., Freie Nervenendigungen in der Epidermis der Knochenfische. Sitzber. der kgl. Preuß. Akad. der Wiss.

1892 Retzius, G., Die sensiblen Nervenorgane in der Haut des Petromyzon. Biol. Untersuchungen, Bd. III.

1893 Hertwig, O., Die Zelle und die Gewebe, Bd. I.

1895 Leydig, F. E., Integument und Hautsinnesorgane der Knochenfische. Zool. Jahrb., Bd. VIII, Anat. Abt.

1895 Maurer, F., Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig, Engelmann.

1897 Kapelkin, Der histologische Bau der Haut von Petromyzon. Bullet. Soc. Nat. Moscou, T. X.

1901 Fusari, Présentation de préparations microscopiques démonstrant les terminaisons nerveuses dans les muscles striés, dans l'épidermide et dans l'épithelium de la cavité buccule de l'Ammocoetes branch. Comptes rend. de l'Assoc. des Anat. à Lyon.

1903 Marenghi, G., Alcune particolarità di struttura e di innervazione della cute dell' Ammocoetes branch. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXV, H. 3.

1903 Rohde, E., Untersuchungen über den Bau der Zelle. I. Kern und Kernköper. Zeitschr. f. wiss Zool., Bd. LXXIII, H. 4.

Figurenerklärung.

Buchstabenerklärung.

Bch Becherzelle
Bslm Basalmembran
Cor Corium
d Haut vom Kiemendeckel
Epd.ft Epidermisfetzen
e_1 Kopfhaut, interorbitale Region
Fr.Ob Freie Oberfläche der Oberhaut
f_3 Seitenhaut, Aftergegend
g_3 Bauchhaut vor dem After
h_1 Rückenhaut, Anfang des Rückens
Hf heller Hof
i Brustflosse
Klb Kolbenzelle
Klb.pl Kolbenplasma
n Schwanzflosse
Pgm Pigment
Rd Rundzelle
S.K Sekretkügelchen
S.V Sekretionsvakuole
Str.M Stratum Malpighi

Tafel XXII.

Sämtliche Zeichnungen sind hergestellt mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparates, homog. Immers. 3 mm, Ap. 1,40, Komp.-Okular 4 von Zeiß.

Fig. 1. Cobytis barbatula. e_1 Herrmanns Gemisch; Kresofuchs. alkoh. 333 : 1.

Fig. 2, 3. Cobytis barbatula. *d* Herrmanns Gemisch; Kresofuchs. alkoh. 333 : 1.

Fig. 4. Amiurus nebulosus. e_1 Apáthys Gemisch; Kresofuchs. wäßr., — Pikrins. + Rubin S. 333 : 1.

Fig. 5. Silurus glanis. e_1 Apáthys Gemisch; Kresofuchs. wässr., — Pikrins. + Rubin S. 333 : 1.

Fig. 5A. Silurus glanis. e_1 Apáthys Gemisch; Hämatein IA, Lichtgrün 333 : 1.

Fig. 6. Phoxinus laevis, ♀. f_3 Sublim. + Platinchlor. + Essigs.; Hämatein IA, Lichtgrün 333 : 1.

Fig. 6A. Phoxinus laevis, ♂. h_1 Apáthys Gemisch; Eisenhämatox., Lichtgrün 333 : 1.

Fig. 7. Conger vulgaris. Erwachsenes Individuum. g_3 Sublim. + Salpeters.; Kresofuchs. wäßr., — Pikrins. + Rubin S. 333 : 1.

Fig. 8A, 8B. Conger vulgaris. Erwachsenes Individuum. *z* Sublim. + Pikrins. + Osmiums.; Hämat. IA, Lichtgrün 333 : 1.

Fig. 9. Conger vulgaris. Junges Individuum. Schwanzteil, Querschnitt. Flemmings Gemisch; Kresofuchs. wäßr., — Pikrins. + Rubin S. 333 : 1.

Fig. 10. Lota vulgaris. *i* Flemmings Gemisch; Kresofuchs. wäßr., — Pikrins. + Rubin S. 333 : 1.

Fig. 11. Lota vulgaris. *z* Flemmings Gemisch; Kresofuchs. wäßr., — Pikrins. + Rubin S. 333 : 1.

Tafel XXIII.

Sämtliche Zeichnungen hergestellt mit Zeiß, homog. Immers., 3 mm, Ap. 1,40, Komp.-Okul. 8.

Fig. 12—18. *Cobytis barbatula.* e_1 HERMANNS Gemisch; Eisenhämatox., Rubin S. 667 : 1.

Fig. 19, 20, 22—25, 27. *Amiurus nebulosus.* n APÁTHYS Gemisch; Hämatein IA, Erythrosin 667 : 1.

Fig. 21, 26. *Amiurus nebulosus.* n APÁTHYS Gemisch; Safranin alkoh. 667 : 1.

Fig. 28, 36—38, 50—57. *Amiurus nebulosus.* e_1 APÁTHYS Gemisch; Safranin alkoh. 667 : 1. Fig. 50—56 stellt eine Serie von Schnitten durch zwei Kerne dar.

Fig. 29—35. *Amiurus nebulosus.* i JOHNSSONS Gemisch; Eisenhämatox.-Rubin S. 667 : 1.

Fig. 41—49. *Cyprinus carpio.* e_1 Sublim. + Pikrins. + Osmiums. + Eisessig; Eisenhämatox.-Rubin S. 667 : 1.

Tafel XXIV.

Fig. 58. *Amiurus nebulosus.* e_1 APÁTHYS Gemisch; Eisenhämatox.-Rubin S. Zeiß, homog. Immers., 3 mm, Ap. 1,40, Komp.-Okul. 8. 667 : 1.

Fig. 59. *Amiurus nebulosus.* e_1 APÁTHYS Gemisch; Safranin alkoh. Zeiß, Homog. Immers, 3 mm, Ap. 1,40, Komp.-Okul. 8. 667 : 1.

Fig. 60, 63, 66. *Silurus glanis.* e_1 JOHNSSONS Gemisch; Hämatein IA, Lichtgrün. Zeiß, homog. Immers., 3 mm, Ap. 1,40, Komp.-Okul. 6. 498 : 1.

Fig. 61. *Silurus glanis.* e_1 JOHNSSONS Gemisch; Kresofuchs. alkoh. Zeiß, homog. Immers., 3 mm, Ap. 1,40, Komp.-Okul. 2. 167 : 1.

Fig. 62 A, B, C. *Silurus glanis.* JOHNSSONS Gemisch; Kresofuchs. alkoh. Zeiß, homog. Immers., 3 mm, Ap. 1,40, Komp.-Okul. 6. 498 : 1.

Fig. 64. *Silurus glanis.* e_1 APÁTHYS Gemisch; Kresofuchs. wäßr., — Pikrins. + Rubin S. Zeiß, Apochromat. 16 mm, Ap. 0,30, Komp.-Okul. 2. 62 : 1.

Fig. 65 A, B, C. *Silurus glanis.* e_1 APÁTHYS Gemisch; Kresofuchs. wäßr., — Pikrins. + Rubin S. Zeiß, homog. Immers., 3 mm, Ap. 1,40, Komp.-Okul. 4. 333 : 1.

Tafel XXV.

Sämtliche Zeichnungen hergestellt mit Zeiß, homog. Immers. 3 mm, Ap. 1,40 und mit Komp.-Okul. 4 (Fig. 67), Komp.-Okul. 6 (Fig. 68—75), Komp.-Okul. 8 (Fig. 76—103), Komp.-Okul. 12 (Fig. 104).

Fig. 67, 70, 72—74. *Silurus glanis.* e_1 JOHNSSONS Gemisch; Kresofuchs. alkoh. 333 : 1 und 498 : 1.

Fig. 68, 69, 71, 75. Silurus glanis. e_1 Johnssons Gemisch; Hämatein IA, Lichtgrün. 498 : 1.

Fig. 76. Conger vulgaris. Junges Individuum, Kolben aus dem Pharynxepithel. Flemmings Gemisch; Kresofuchs. wäßr., — Pikrins. + Rubin S. 667 : 1.

Fig. 77, 87, 91—93. Conger vulgaris. Junges Individuum. Querschnitt durch den Schwanzteil. Seitenhaut. Flemmings Gemisch; Kresofuchs. wäßr., — Pikrins. + Rubin S. 667 : 1.

Fig. 78—80, 88, 89. Conger vulgaris. Junges Individuum. Querschnitt durch den Kopfteil. Seitenhaut. Flemmings Gemisch; Hämatein IA, Lichtgrün. 667 : 1.

Fig. 81—86, 90, 94. Conger vulgaris. Junges Individuum. Querschnitt durch den Schwanzteil. Seitenhaut. Flemmings Gemisch; Safranin alkoh. 667 : 1.

Fig. 95, 97, 99. Anguilla vulgaris. Junges Individuum. Kleinenbergs Gemisch; Schwanzteil. Querschnitt. Rückenhaut. Hämatein IA, Erythrosin. 667 : 1.

Fig. 96, 98, 100. Anguilla vulgaris. Erwachsenes Individuum. i Flemmings Gemisch; Hämatein IA, Lichtgrün. 667 : 1.

Fig. 101. Anguilla vulgaris. Junges Individuum. Kopfteil. Querschnitt. Rückenhaut. Deckhuysens Gemisch; Kresofuchs. wäßr., — Pikrins. + Rubin S. 667 : 1.

Fig. 102, 103. Anguilla vulgaris. Junges Individuum. Querschnitt. Brustflossengegend. Apáthys Gemisch; Kresofuchs. wäßr., — Pikrins. + Rubin S. 667 : 1.

Fig. 104. Anguilla vulgaris. Junges Individuum. Querschnitt. Schwanzteil. Sekretkörnchen aus den Kolben. Kleinenbergs Gemisch; Hämatein IA, Erythrosin. 1000 : 1.

Tafel XXVI.

Sämtliche Zeichnungen hergestellt mit Zeiß, homog. Immers., 3 mm, Ap. 1,40, Kompens.-Okul. 8.

Fig. 105—122. Conger vulgaris. Erwachsenes Individuum. z Sublim. + Pikrins. + Osmiums. + Eisessig; Hämatein IA, Lichtgrün. 667 : 1.

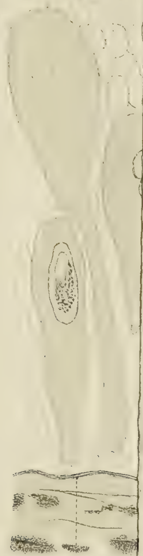
Fig. 123. Conger vulgaris. Erwachsenes Individuum. Sublim. + Salpeters.; g_3 Kresofuchs. wäßr., — Pikrins. + Rubin S. 667 : 1.

Fig. 124, 125. Conger vulgaris. Erwachsenes Individuum. Sublim. + Pikrins. + Osmiums. + Eisessig; e_1 Kresofuchs. alkoh. 667 : 1.

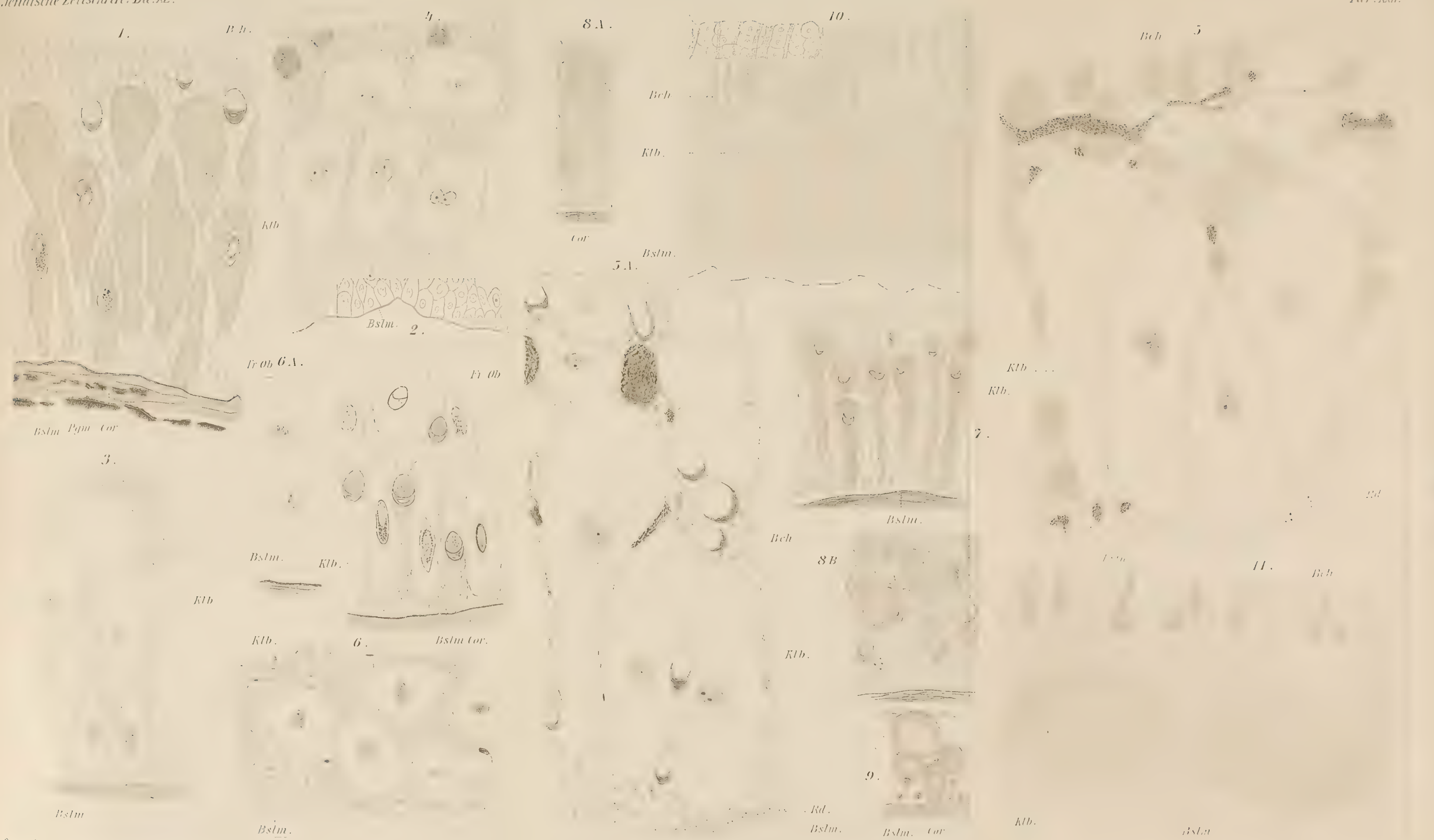
Fig. 126, 127. Leptocephalus. Flemmings Gemisch; Schwanzteil. Querschnitt. Rückenflosse. Kresofuchs. wäßr., — Pikrins. + Rubin S. 667 : 1.

Fig. 128. Leptocephalus. Flemmings Gemisch. Schwanzteil. Querschnitt. Seitenhaut. Kresofuchs. wäßr., — Pikrins. + Rubin S. 667 : 1.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2912


Klb.
Bslm. Pg
Bslı

5.
Bch
Klb.
7.
Rd.
Bslm.
11.
Bch.
Klb.
Bslm.


1.
2.
3.
4.
5
5 A.
6.
6 A.
7.
8 A.
8 B
9.
10.
11.
Klb
Bslm
Pgm
Cor
Bch
Fr Ob
Rd.

12.





Bs

Bslm.

14.

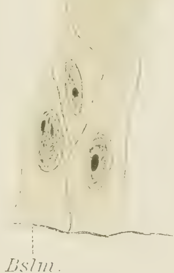
Rd.

Fr. O

44.

45.

46.



Bslm.

21.

49.

19.

Bs

24.

47.

48.

β.

Bslm.

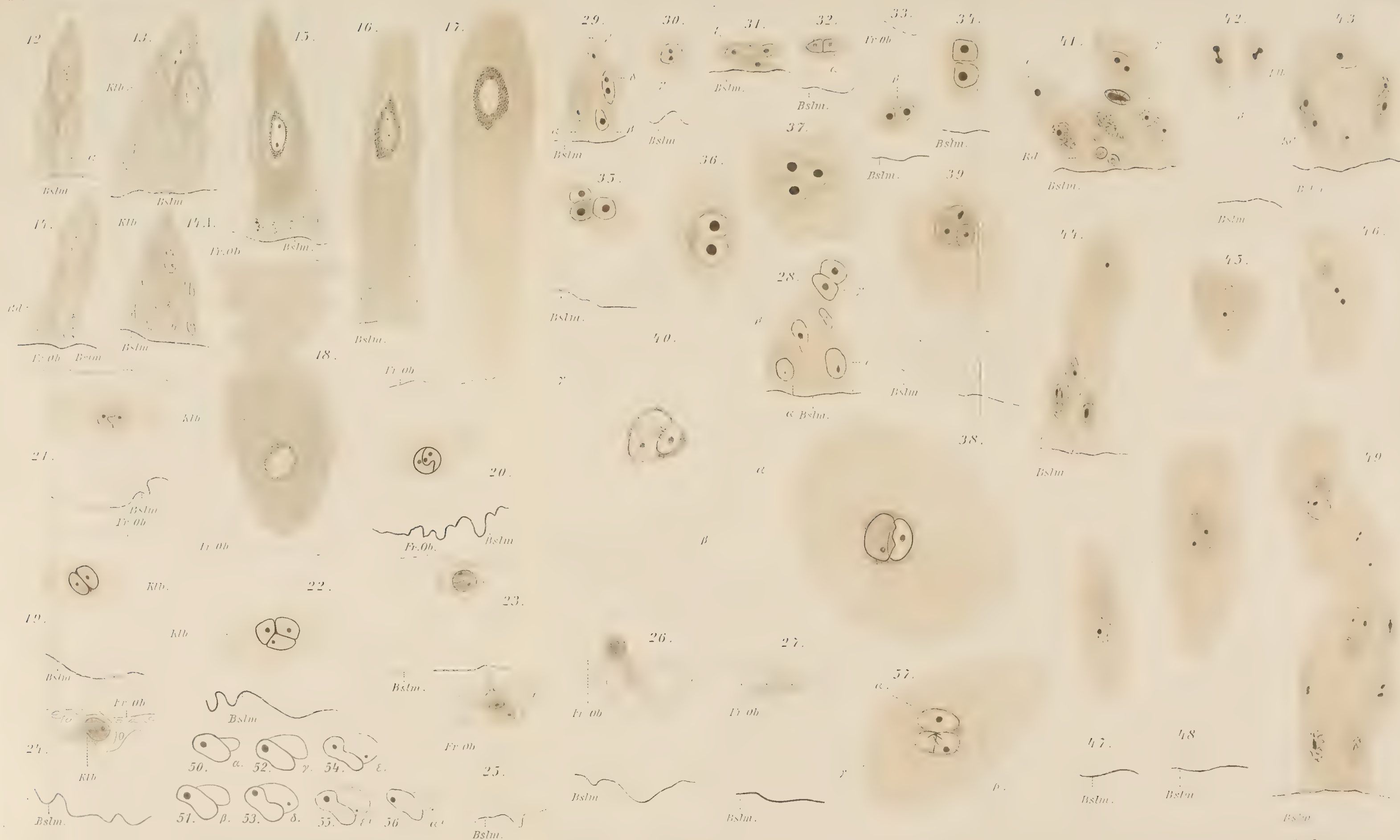
Bslm.

Bslm.

Bsl

Oxner del

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.



Oxner del.

Verl. v. Gustav Fischer, Jena.

59.

61

Klb.





58.

Bslm.

65 B. 65 C.

65 A.

Klb. Klb.

Bch.

pl.

Str.M.

Bslm.

Epd.ft.

Fr.Ob.

66.

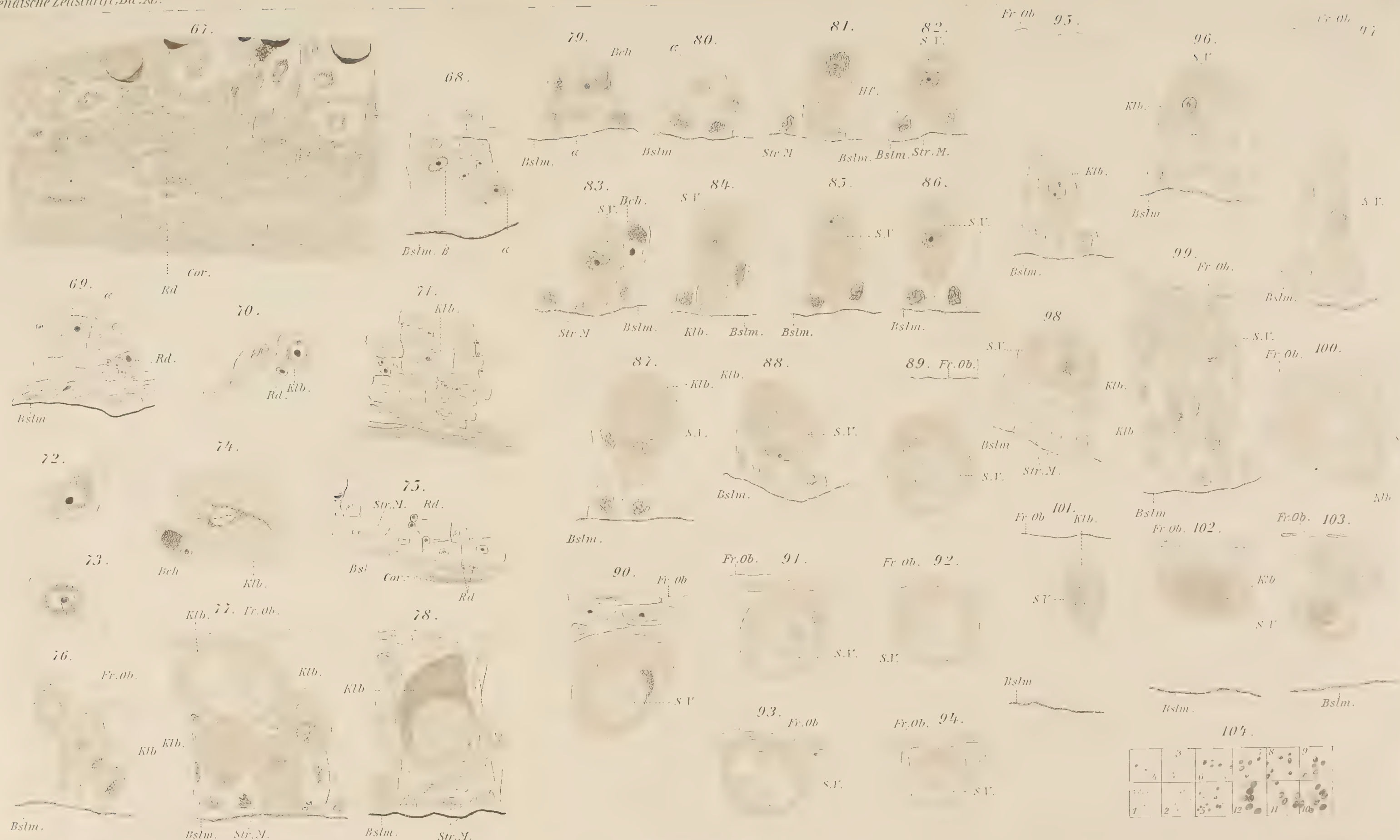
Bch.

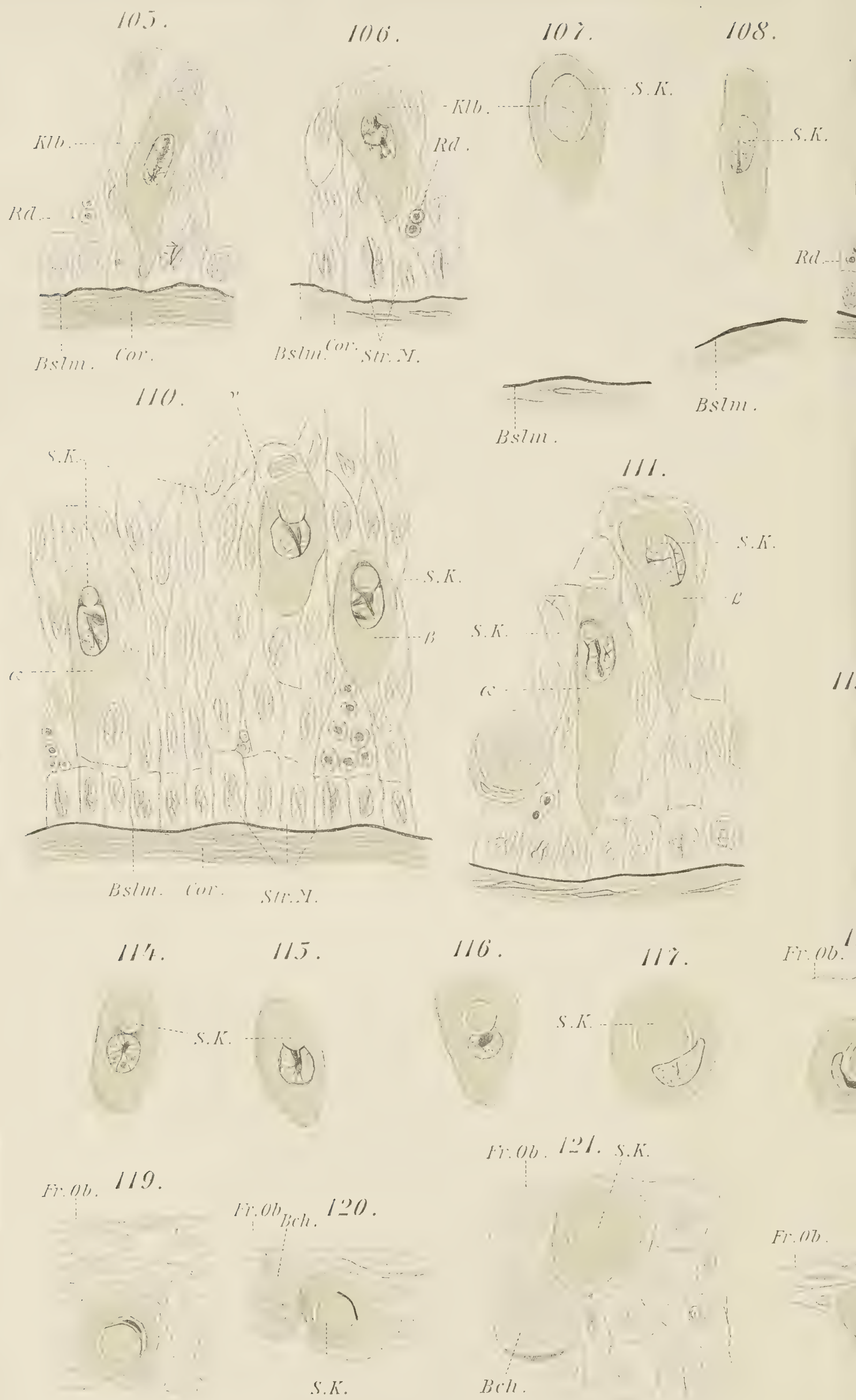
Klb.

Bch.

Verl. v. Gustav Fischer, Jena.

Oxner del.
Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

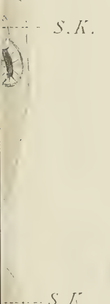

67.
Cor.
Rd
68.
Bslm. B
α
69.
α
Rd.
Bslm
70.
Rd.
Klb.
71.
Klb.
72.
73.
74.
Bch
Klb.
75.
Str.M.
Rd.
Cor.
Rd
76.
Fr.Ob.
Klb
Bslm.
77.
Klb.
Fr.Ob.
Klb.
Bslm.
Str.M.
78.
Klb
Bslm.
Str.M.
79.
Bch
Bslm.
α
80.
α
Bslm
81.
Hf.
Str.M
Bslm.
82.
S.V.
Bslm.
Str.M.
83.
Bch.
S.V.
Str.M
Bslm.
84.
S.V
Klb.
Bslm.
85.
S.V
Bslm.
86.
S.V.
Bslm.
87.
Klb.
S.V.
Bslm.
88.
Klb.
S.V.
Bslm.
89.
Fr.Ob.
S.V.
90.
Fr.Ob
S.V
91.
Fr.Ob.
S.V.
92.
Fr.Ob.
S.V.
93.
Fr.Ob
S.V.
94.
Fr.Ob.
S.V.
95.
Fr.Ob
Klb.
Bslm.
96.
S.V.
Klb.
Bslm
97.
Fr.Ob.
S.V.
Bslm.
98.
S.V.
Klb.
Klb
Bslm
Str.M.
99.
Fr.Ob.
S.V.
Bslm
100.
Fr.Ob.
Klb
101.
Fr.Ob
Klb.
S.V
Bslm
102.
Fr.Ob.
Klb
S.V
Bslm.
103.
Fr.Ob.
Bslm.
104.



Oxner del.

Verl.v.Gusta

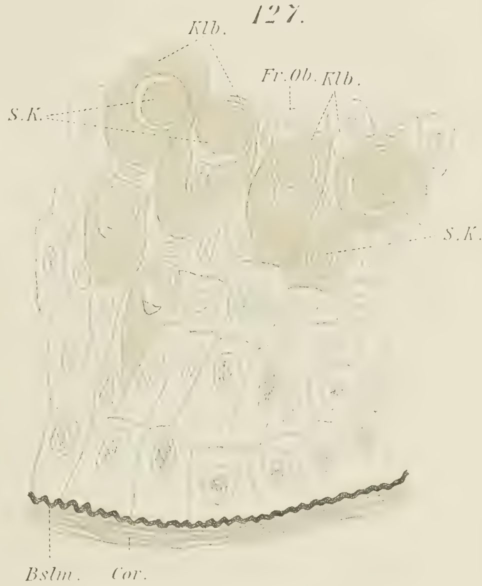




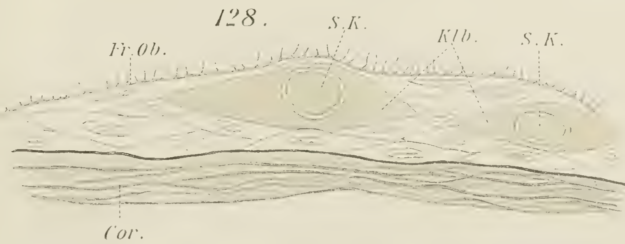












[..]cher, Jena.
Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

Oxner del. Verl. v. Gustav Fischer, Jena. Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

Jenaische Zeitschrift

für

NATURWISSENSCHAFT

herausgegeben

von der

medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft

zu Jena.

Vierzigster Band.

Neue Folge, Dreiunddreissigster Band.

Viertes Heft.

Mit 3 Tafeln und 52 Figuren im Text.

Inhalt.

Preis: 12 Mark 50 Pf.

Jena,

Verlag von Gustav Fischer.

1905.

Zusendungen an die Redaktion erbittet man durch die Verlagsbuchhandlung.

Ausgegeben am 9. Dezember 1905.

Fortsetzung auf Seite 3 des Umschlags.

Ueber Oliva peruviana Lamarck.

Von

B. Haller,

ao. Professor der Zoologie zu Heidelberg.

Hierzu Tafel XXVII und 3 Figuren im Text.

Das untersuchte Material stammt noch aus der Sammlung der Korvette „Vettor Pisani" und als gemeinsamer Fundort für die 21 Exemplare war C. San Lorenzo (Ecuador) angegeben. Sämtliche Tiere waren in derselben Flasche, und war nicht angegeben, ob manche von ihnen etwa aus einer anderen Gegend des Fundortes herrühren. Wenn dies der Fall gewesen wäre, hätte es Herr Chierchia bei seiner Genauigkeit gewiß vermerkt. Ich führe dies darum an, weil die Färbung der Gehäuse der einzelnen Individuen eine sehr veränderliche ist. Es ist dies allerdings nichts Auffallendes, da ja die Veränderlichkeit der Zeichnung des Gehäuses der Olividen für sie geradezu kennzeichnend ist, und der erfahrene Martini sagt ausdrücklich: „Kein Geschlecht von allen einschaalichten Conchylien ist in der Figur beständiger, in der äußeren Kleidung aber veränderlicher und mannigfaltiger, als das schöne Geschlecht der Walzen" (10, p. 139).

Die variante Färbung bei Oliva peruviana ist indessen eine derartige, daß die Färbung der einzelnen Gehäuse, verglichen miteinander, eine richtige Vorstellung von der allmählich sich entfaltenden Endzeichnung gewährt.

Nur 3 Tiere waren in der kleinen Sammlung, die einen braungelben Grundton aufwiesen, auf welchen die übrige Zeichnung aufgetragen war, und auch diese 3 Exemplare waren untereinander verschieden. Nebenbei möchte ich bemerken, daß diese 3 Tiere die kleinsten in der Sammlung waren. Eines dieser Tiere zeigte auf dem braungelben Grundton Längs- und Querbänder, die jedoch

auf der dorsalen Seite der ersten Windung eben noch angedeutet waren und an ihren Rändern sehr allmählich in den Grundton verliefen, an der linken Seite der Windung aber nicht mehr zum Ausdruck gelangten. Es war hier nur der Grundton vorhanden. Bei dem zweiten Exemplar, das ich abgebildet habe (Fig. 1 A), waren an der Dorsalseite der ersten Windung die Längs- und Querbänder in gleicher Weise angeordnet, doch waren alle besser umrandet. An dem vorderen Ende des Gehäuses (*v*), also an der Stelle, wo der Mantelsipho und die Fühler nach außen gelangen, war das Gehäuse, wie auch bei dem anderen Tiere, porzellanig violett-weiß, mit einem gelbbraunen Längsstreifen. Dieser Stelle gleich anliegend, befindet sich dann ein breites Längsband (*a*), hierauf folgt ein gleichbreites helles Mittelfeld, dann abermals ein Längsband (*b*), etwas breiter als das erste. Zwischen diesem Längsband und dem hintersten (*d*), das breiter als die zwei ersten ist, liegt ein helles Zwischenfeld, ausgezeichnet durch ein ganz schmales Längsband (*c*) entlang seiner Mitte. An den anderen Windungen, soweit sie am unversehrten Gehäuse zur Sicht gelangen, waren an ihren rechten Seitenrändern Querbänder angedeutet.

Was nun dieses Gehäuse von jenem des erstbeschriebenen Exemplares unterscheidet, ist nicht bloß die bessere Umrandung der Längs- und der auf bestimmte Intervalle aufeinander folgenden gleichbreiten Querbänder (*q*), sondern auch das Auftreten von braunen Pigmentflecken in den hellen Zwischenfeldern zwischen den Querbändern. Es sind dies in parallelen Reihen angeordnete längliche, fast viereckige Flecke, die gleich hinter dem Kopfteil des Gehäuses (*v*) beginnen und hier sogar üppiger sind. Nicht alle hier beginnenden Reihen waren indessen ausgebaut, sie reichten nicht alle über das erste Längsband (*a*) hinaus. Nur 3 Reihen reichten bis zum rechten Rande der Windung. Die erste lag genau an dem Mundrand des Gehäuses, der gleich einem Zwischenfeld hell war; die zwei nächsten Reihen waren im zweiten Querzwischenfeld, also jedesmal der Quere nach verlaufend angeordnet. Dann fand sich noch im dritten queren Zwischenfeld eine undeutliche unterbrochene Reihe.

Auch an diesem Gehäuse war die Karierung an der linken Seite der ersten Windung undeutlich, doch vorhanden.

Wenn man die Querbänder dieses zweiten Gehäuses genauer betrachtet, so erkennt man, daß sie nicht homogen durchfärbt sind, sondern daß ihre Ränder dunkler erscheinen; ferner daß

alle Ränder im Gegensatz zu jenem des ersten Gehäuses einen zarten, kaum noch erkennbaren Stich ins Violette aufweisen.

Das dritte braune Gehäuse war von den beiden beschriebenen bedeutend verschieden. Zum Teil sind bei ihm aus gegebenen Anfängen bei den vorherigen neue Zeichnungen entstanden, zum Teil sind dort vorhandene gewichen. Die Grundfarbe ist noch immer gelbbraun (B), doch sind die Längsbänder zum großen Teil verwischt. Der Kopfrand (*v*) erscheint violettbraun mit einem gelbbraunen Längsstreif. Auf dieses Stück folgt das erste Längsband wie bei den anderen, doch hat dieses Band einen deutlichen Stich ins Violette. Vom zweiten Längsband ist nur der rechtsseitige (hintere) Rand angedeutet, das schmale Längsband (A *c*) fehlt, und das rechtsseitigste (hinterste) ist eben noch erkennbar. Alle Querbänder sind verschwunden, und statt ihrer zeigen sich dünnere, etwas unregelmäßige Querbänder von einem ausgesprochenen Stich ins Violette, die die braunen Pigmentanhäufungen begleiten. Diese sind von jenen unterbrochenen Querstreifen ableitbar, die bereits bei dem Gehäuse A zwischen den Querbändern in den hellen Feldern aufzutreten begonnen haben. Es haben sich die braunen Pigmentflecke zu beginnenden Zickzacklinien zusammengetan, von denen die beiden am Mundrande des Gehäuses die kräftigsten sind. Hierin zeigt sich also wieder etwas, was an frühere Zustände bei dem Gehäuse A erinnert. Die anderen unvollständigen Zickzackquerreihen sind unterbrochen und zeigen vielfach noch die einzelnen braunen Flecke.

Diese braunen Gehäuse einstweilen verlassend, möchte ich mich zu jenen wenden, deren Grundton ein zartes Violett ist. Da gibt es eine ganze Reihe verschiedener Stadien, im allgemeinen lassen sich diese aber dadurch kennzeichnen, daß der braune Grundton einem zartvioletten gewichen ist, und daß die Längsbänder, insoweit sie bei manchen Exemplaren noch kenntlich sind, durch ein dunkleres Violett dargestellt werden.

Die breiten Querbänder sind bei allen Exemplaren geschwunden, so daß hier diesbezüglich ein gleiches Verhalten herrscht, wie bei dem braunen Gehäuse B.

Das gesamte braune Pigment hat sich in kleine, etwas viereckige Häufchen gruppiert, welche in ziemlich dichten Querreihen, entlang von schmalen violetten Querstreifen angeordnet sind (Fig. 2). Bei den meisten Exemplaren waren diese braunen Pigmenthaufen an dem Mundrande in zwei kräftige, noch wenig zickzackförmige Querreihen angeordnet, wie bei dem Gehäuse B.

Zwischen den anderen Reihen zeigt sich stellenweise eine Anordnung in Zickzacklinien und waren stellenweise sogar mehrere solche vorhanden, die stets parallel zueinander gestellt waren. Nur bei einigen dieser Gehäuse waren die Zickzacklinien im allgemeinen ausgebildet, und nur an 3 großen Exemplaren völlig fertig. Von diesen habe ich das fertigste Gehäuse auf Fig. 1 C abgebildet. Es war hier der allgemeine violette Grundton nur noch angedeutet, etwas besser die Längsbänder und ebenso die die Zickzacklinien begleitenden Querstreifen. Das braune Pigment konzentriert sich in die Zickzacklinien, deren Ränder ausgefranst sind. Die beiden ersten Streifen sind wieder die kräftigsten, doch besser berandet. Nur selten, fast nie, sieht man an den Zickzacklinien noch Unterbrechungen, doch reichen manche nicht bis zum rechten (hinteren) Windungsrande. Es sind die fertigen Zickzacklinien nicht mehr so dicht angeordnet wie die unterbrochenen der vorher geschilderten Gehäuse. Hieraus sowohl, wie aus dem Umstande, daß die Zickzacklinien vorn neben dem Kopfrande (*v*) zu zweit ineinander übergehen, darf man wohl schließen, daß die fertigen Zickzacklinien aus mehreren Reihen noch unfertiger sich durch Verschmelzung entfaltet haben, und daß diese Tendenz auch weiterhin sich erhält.

Bevor ich das Ergebnis zusammenfassen würde, möchte ich noch einer Zeichnung gedenken, die nur bei einem einzigen Exemplare vorhanden war. Es war dies ein großes Weibchen (Fig. 1 D). Bei diesem war gleich wie vorher der violette Grundton sehr zart, doch waren die Längsbänder, wenngleich in etwas modifizierter Weise, deutlich. Dann waren die Querbänder in zahlreichen feinen, mehr oder weniger verschwommenen Streifen angeordnet, zwischen denen sehr blaßbraune zu sehen waren, die aber kein Zickzack bildeten und durchaus kontinuierlich waren. Hier trat also das braune Pigment dem violetten gegenüber sehr stark in den Hintergrund.

Bei allen untersuchten Gehäusen zeigten nur die freien Ränder der übrigen Windungen eine geringe Zeichnung, nicht aber die verdeckten Teile, diese waren blaß. Es erklärt sich dies durch den Umstand, daß eine Zeichnung der verdeckten Windungen dem Tiere ohne weiteren Nutzen wäre.

Fassen wir nun das Ergebnis zusammen. Die ursprüngliche Färbung der Oliva peruviana war ein gleichmäßiges Gelbbraun, unter welcher Lage sich jedoch, wie Schliffe über braune Exemplare ergeben, eine dünne violette Lage befindet. Dadurch, und

dies zeigen abermals Schliffe, daß der violette Farbstoff sich in Längs- und Querbänder gruppiert, welche unter der dünnen braunen Pigmentlage einen tieferen Ton, von oben gesehen, hervorbringen, entstand eine Karierung, wodurch die zweite Zeichenvarietät gegeben ward (Fig. 1 A). Des weiteren ist es bezeichnend, daß bei der fortschreitenden Abänderung die braunen Querpigmentreihen in den Zwischenfeldern entstehen, also dort, wo das violette Pigment am allerwenigsten vertreten ist. Von hier aus scheint mir die Variation zwei verschiedene Richtungen genommen zu haben. Nach der einen Richtung hin hält sich der braune Grundton einigermaßen, indem die größte Menge des braunen Pigmentes sich in quergestellten Zickzacklinien anordnet (Fig. 1 B). Im zweiten Falle wird das ganze braune Pigment gleich von Anfang an in die braunen Zickzackstreifen aufgenommen, in beiden Fällen ist aber die Tendenz die, eine auffallende Färbung durch braune Zickzacklinien zu erreichen. Eine dritte Richtung endlich wäre das Zurücktreten der auffallenden Zeichnung durch Herabminderung des braunen Pigmentes.

Wenn nun diese Ergebnisse für die Meeresschnecken auch nicht verallgemeinert werden können, da dort, wie die zusammenfassende Abhandlung M. v. Lindens (9) uns belehrt, die Zeichnung auch auf andere Weise entstehen kann, so scheint mir doch die Tatsache, daß die gescheckte Färbung aus einer gleichmäßigen Grundfarbe sich entfaltet, von Wichtigkeit, da sie mit ähnlichen Tatsachen in der Tierwelt im Einklange steht. Mit nur einem Grundton versehene Gehäuse sind ja bei der Gattung Oliva durchaus häufig, es gibt mehrere Formen mit nur einem dunkelbraunen, zumeist aber braunen oder gelbbraunen Grundton. Ferner ist das Auftreten der Zickzacklinie, dann das von unterbrochenen Querstreifen, die zu jener Zickzackzeichnung hinüberführen, durchaus häufig — ich verweise diesbezüglich auf Martini (10) — so, daß der Vorgang der Zeichnungsentfaltung, wie sie uns Oliva peruviana zeigt, bei ihnen eine ziemlich allgemeine ist.

Fuß.

Der Fuß von Oliva zerfällt bekanntlich in zwei hintereinander gelegene Abschnitte, einen geringeren vorderen und bedeutend größeren hinteren. Eine ähnliche Differenzierung des Fußes weisen

ja auch die Naticiden auf, doch mit dem großen Unterschiede, daß, während bei Oliva der gesamte Fuß rein zur Lokomotion dient und das Gehäuse nicht zu umhüllen vermag, bei den Naticiden darin der Hauptgrund der Entfaltung liegt. Auch die Differenzierung des Fußes der Strombiden ist etwas Eigenartiges und alle drei Formentfaltungen ebenso unabhängig voneinander, wie von diesen Differenzierungen jene des Heteropodenfußes [1]).

Wenn also bei Oliva die Benennung Propodium zur Verwertung gelangt, so möchte ich dies nicht mit Rücksicht auf die Heteropoden tun.

Das Propodium von Oliva ist dorsalwärts vom Hauptfuß gut abgesetzt, was durch eine Furche zwischen beiden erreicht wird. Es wird diese Furche gebildet durch die Begrenzung durch die Ränder der beiden Fußabschnitte. Der scharfe Rand am Propodium (Fig. 3 A) stößt dorsalwärts an eine Längsfurche am Propodium (*pp*), welche Längsfurche die ganze dorsale Propodiumfläche durchzieht, dadurch auf dieser Seite das Propodium in zwei gleiche Hälften teilend. Es haben diese Hälften eine etwas dreieckige Form mit konvexem Seitenrande.

Ventralwärts gewinnt das Propodium an Ausdehnung (*B.pp*). Es hat hier dann etwa die Form eines Spatens, wobei die beiden Spatenenden spitz ausgezogen sind. Hinter diesen spitzen Fortsätzen engt sich das Propodium kehlartig etwas ein, um dann in den Hauptfuß überzugehen. Die dorsale, doch tiefere Furche biegt zwar auf die ventrale Seite um, doch wird sie dort ganz unbedeutend. In dieser geringen Mächtigkeit setzt sich dann die Furche auch auf den ganzen Hauptfuß fort. Außerdem ziehen von den beiden spitzen Fortsätzen des Propodiums zwei miteinander konvergierende seichte Furchen nach vorn, um sich dann an der Längsfurche zu treffen. Hierdurch wird am Propodium eine hintere dreieckige Fläche von dessen vorderem Teil abgegrenzt. In diesem Feld, gerade an dem vorderen Winkel, gleich hinter der Stelle, wo die beiden Seitenlinien einander treffen, befindet sich die Mündung der sogenannten Fußdrüse. Die Mündung zeigt, falls der Fuß in weniger gespanntem Zustande gehärtet ward, eine

---

1) Die Auffassung Grobbens, daß die Strombiden als Stammgruppe der Heteropoden zu betrachten seien (3, p. 228) ist irrig, da ja diese sich mehr an Ianthina anschließen (8, p. 136—166), wie hierauf die ganze Organisation hinweist.

wulstige Umrandung, welche so wie auch die Furchen auf der ventralen Propodiumfläche bei großer Straffheit beinahe verschwinden.

Der Hauptfuß kann in den eigentlichen Sohlenteil (Fig. 3 B), der in das Propodium übergeht, und in den Randteil eingeteilt werden. Ersterer dient mit dem Propodium zum Kriechen; der Randteil muß aber seiner Struktur nach ungemein dehnbar sein. Dazu ist er völlig ungeeignet, das Gehäuse durch Aufwärtsschlagen zu bedecken, wie etwa bei Acillaria, und kann am ehesten als Gleichgewichtsapparat Verwendung finden.

Vom Mantelrande hätte ich weiter nichts zu berichten, als was bereits bekannt ist, nämlich daß ein vorderer und hinterer fühlerförmiger Fortsatz an ihm sich findet, wie dies Bronn (1) richtig beschrieben hat.

Nervensystem.

Als Rachiglosse weist Oliva einen konzentrierten Schlundring auf, wie es ja zu erwarten war, allein diese Konzentration erreicht einen so hohen Grad, daß in mancher Beziehung selbst Concholepas (6) diesbezüglich übertroffen wird. Es läßt sich dies zurückführen auf die gesonderte Stellung der Oliva als Endast, wie denn dies ja auch für Concholepas zutrifft.

Die nach vorn zu sich etwas verjüngenden Cerebralganglien (Fig. 4 *cg*) sind nicht, wie wir dies bei anderen Formen gewohnt sind, einander gegenüber durch die mediosagittale Furche begrenzt, sondern gehen dorsalwärts ineinander über, und nur ein medianes Neurogliaseptum bezeichnet innerlich die Grenze (Textfig. 1). Auf diese Weise bilden die beiden Cerebralganglien, vorn beim Abgang der starken Nervenstämme sich jedes für sich verjüngend, hinten über dem Vorderdarm (*d*), eine Wölbung. Oralwärts und hinten sind sie von den Pedalganglien zwar durch eine Furche abgesetzt, dazwischen jedoch, wo eben die Cerebropedalkommissur sonst liegt, sind sie mit jenen Ganglien äußerlich völlig verschmolzen. Dazu kommt noch, daß auch die Pleuralganglien in das Cerebral- und Pedalganglion völlig aufgenommen wurden. Die Pleurocerebral- und Pleuropedalkommissuren gelangen äußerlich nicht mehr zur Beobachtung, und hierin liegt vor allem der höhere Konzentrationsgrad auch selbst Zuständen gegenüber, wie sie Concholepas aufweist.

An der seichten Seitenfurche zwischen Cerebral- und Pedalganglion erkennt man ventralwärts zu zwei kleine hügelige Vorwölbungen (Fig. 4 B); die eine gehört dem Cerebralganglion, die andere dem Pedalganglion an. Aus der ersteren entspringt die Kommissur zu dem gleichseitigen vorderen Eingeweideganglion (*veg*). Es ist diese Kommissur äußerst kurz, wodurch die vorderen Eingeweideganglien noch viel mehr als bei anderen Rachiglossen dem Schlundringe sich nähern. Sie liegen ventral vom Vorderdarm den Cerebralganglien geradezu fest an und haben somit, vermittelt durch die anderen Rachiglossen, die phyletische Wanderung von der Buccalmasse aus nach hinten völlig beendet.

Auch hierin ist somit eine höhere Konzentrationsstufe erreicht worden als sonst wo.

Auch bezüglich jenes subintestinalen gangliösen Halbringes, der für die Rachiglossen, wie früher schon von mir ausführlichst dargestellt ward (4, 6), so bezeichnend ist und durch die Verkürzung der Subintestinalkommissur und der rechten zygoneuren Anlagerung entstand, ergibt sich eine starke Verdichtung, welche mit jener von Concholepas gleichen Schritt hält. Dieser ganze Halbring (Fig. 4 A *r*) ist ähnlich, wie Bouvier (2) und ich für Concholepas gezeigt haben, eine einheitlich gangliöse Masse, äußerlich ohne sichtbare Faserverbindungen. Doch läßt sich bei manchen Exemplaren an diesem Halbring der Oliva eine angedeutete Abgrenzung in einen linksseitigen geringeren und einen rechtsseitigen größeren Abschnitt erkennen. Der erstere, der aber gleich dem letzteren mit dem Schlundringe völlig verwachsen ist, wäre, verglichen mit den gleichen Zuständen der Muriciden, mit dem linken großen Mantelganglion zu vergleichen. Aus ihm tritt außer einem feineren Nervenstamm, dem Nerven der linken Nackenhälfte, noch ein mächtiger Stamm (Fig. 4 A *mn*) ab, der die beiden linken Mantelnerven darstellt, am inneren Rande des Spindelmuskels, bis an die kopfwärtige Kiemenwurzel hin zieht, hier ein kleines Ganglion, das Siphonalganglion, in sich fassend. Aus diesem Ganglion tritt dann, wie für Murex u. a. ausführlich dargestellt ward (4, 6), ein Nerv in den Sipho und eine Verbindung an jenen Nerven, der, von dem Supraintestinalganglion herkommend, an das Ganglion des Geruchsorganes herantritt.

Ein anderer Nerv — auf der Abbildung nicht dargestellt, da er nach unten liegt — ist der linke Spindelmuskelnerv.

Der rechtsseitige Teil des subintestinalen Halbringes würde, verglichen mit den Zuständen von Murex, das Subintestinalganglion,

sowie das rechte Mantelganglion in sich fassen. Dementsprechend entsendet er auch als mächtigsten Nerven die rechte Intestinalkommissur (*nr*) zu den hinteren Eingeweideganglien.

Bezüglich des Verhaltens des Supraintestinalganglions und der entsprechenden Kommissur zu dem intestinalen Halbringe sind insofern eigenartige Zustände vorhanden bei der Oliva, als das Ganglion sich in einen mächtigeren und einen geringeren Abschnitt gesondert hat, und während dann der erstere mit dem Schlundringe verschmilzt, bleibt der letztere in peripherer Lage (*g.sp'*). Etwas Aehnliches zeigt dann auch Concholepas, doch ist bei dieser auch die Supraintestinalkommissur in den gangliösen Halbring miteinbezogen worden, und nur wo die Intestinalkommissur vom Halbringe abtritt (6, Fig. 29), zeigt sich eine kleine gangliöse Verdickung, die wohl mit dem peripheren Teil des Supraintestinalganglions der Oliva verglichen werden darf.

Es verschmilzt somit bei der Oliva die Supraintestinalkommissur mit dem gangliösen Halbringe nicht. Es lagern die zentralen Abschnitte des Supraintestinalganglions (Textfig. 1 *g.sp*) rechts zwischen Cerebral- und Pedalganglion diesem ganz fest an, überzogen von der gemeinsamen Hülle. Dabei steht es in direkter Verbindung mit den beiden Hälften des rechtsseitigen Mantelganglions.

Diese Mantelganglien jeder Seite sind ja dort, wo sie als gesonderte, mit dem Schlundring nicht verwachsene Gebilde auftreten, wie bei den meisten Opisthobranchiern, dann zahlreichen Täniglossen, wie etwa bei Cassidaria, mit einer Kommissur mit den Cerebral- und mit einer anderen mit dem Pedalganglion verbunden, es sind dies die Pleurocerebral- und Pleuropedalkommissuren. Es ist also durchaus nichts Unerklärliches, wenn bei dem Eingezogenwerden in den Schlundring jedes dieser Ganglien, entsprechend seiner früheren Verbindung, sich in einen cerebralen und einen pedalen Abschnitt teilt und mit diesen Abschnitten dem Cerebral- bez. dem Pedalganglion sich innigst anschließt. Dies findet sich dann auch bei Oliva und ist wohl auch mit guter Zuversicht für manche der anderen Rachiglossen vorauszusetzen.

Die Pleuralganglien zeichnen sich, wie mir dies für Cassidaria schon von früher her bekannt war, durch kleinere Ganglienzellen den übrigen Ganglien des ganzen peripheren Gangliensystems und auch dem Schlundringe (Cerebral- + Pedalganglien) gegenüber aus; denn überall in diesen sind, mit Ausnahme einer bestimmten Stelle im Cerebralganglion, große bis sehr große

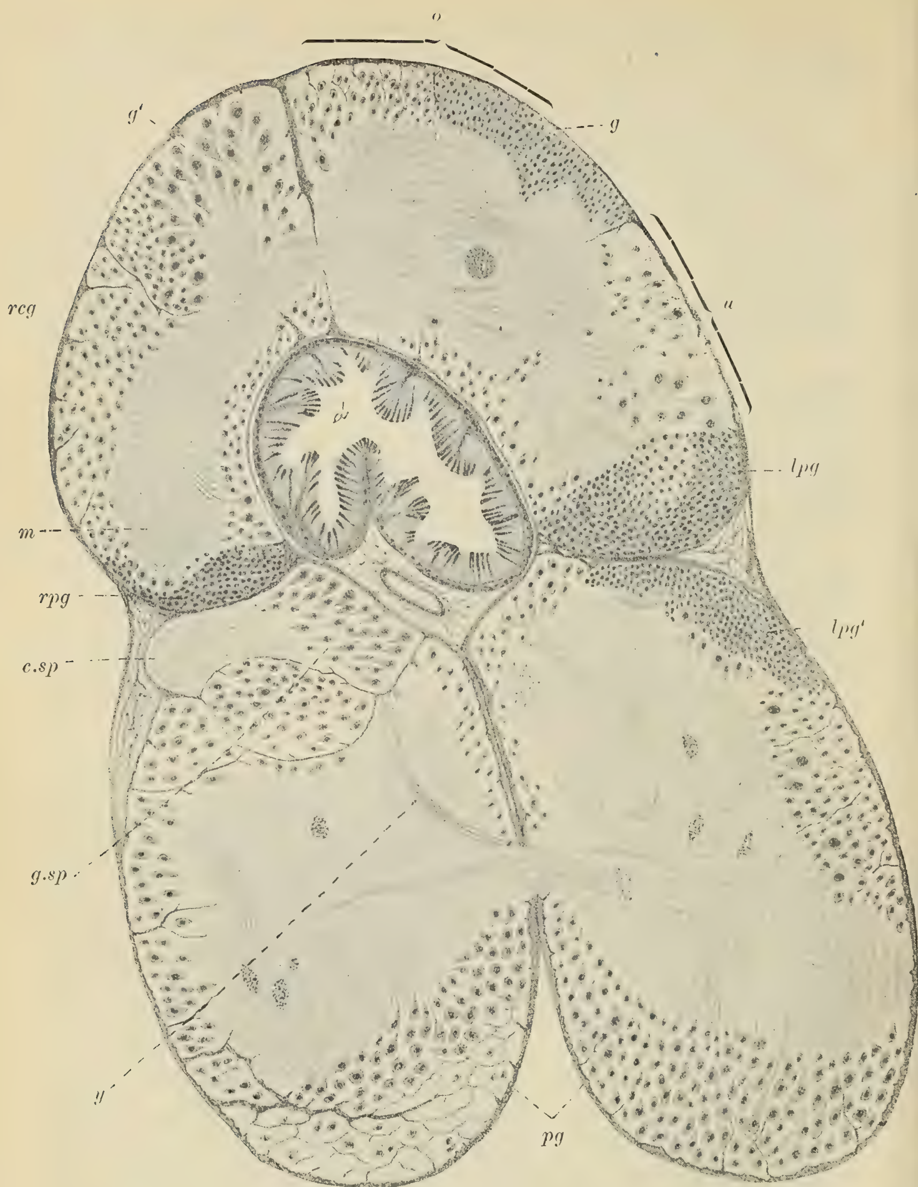


Fig. 1. Ein von dorsal- nach hinten und ventralwärts geführter, auch seitlich schräger Schnitt, insofern die linke Seite oralwärtiger ist, durch den Schlundring. *lcg* linkes, *rcg* rechtes Cerebralganglion; *pg* Pedalganglion; *d* Vorderdarm; *g'* großzelliger, *g* kleinzelliger Kern der dorsalen Cerebralganglienhälfte; *rpg* rechter, *lpg* linker dorsaler Teil der eingezogenen Pleuralganglien; *lpg'* ventraler Teil desselben; *c.sp* Supraintestinalkommissur; *g.sp* der einbezogene Teil des Supraintestinalganglions; *m* feine Markmasse.

Ganglienzellen vorhanden. Es legen sich dann die beiden getrennten Abschnitte des jederseitigen Mantelganglions dem Cerebralganglion von unten (Textfig. 1 *rpg*, *lpg*), dem Pedalganglion von oben (*lpg'*) fest an bei Oliva. Sie verwachsen sogar völlig mit diesen. Oralwärts zu bilden sie, wie es die Textfig. 1 zeigt, einen dicken Ueberzug, weiter nach hinten aber sind diese Nervenkerne völlig abgesondert und entsenden aus ihrer Mitte Faserverbindungen in das Cerebralganglion, soweit die obere Partie in Betracht kommt, und in das Pedalganglion, soweit es die untere Partie betrifft. Dann sendet auf jeder Seite jeder der beiden Abschnitte ein Faserbündel in den subösophagealen Halbring und auf der rechten Seite auch in das Supraintestinalganglion (*g.sp*). Auf der rechten Seite liegt der untere Teil des Mantelganglions hinter dem Supraintestinalganglion, weshalb es auf der Abbildung fehlt.

Außer diesen Verbindungen besteht aber noch je eine aus jedem Abschnitt, mit den bereits erwähnten kleinen Ganglienhügeln an der Wurzel der Kommissur zu den vorderen Eingeweideganglien (Fig. 4 B).

Gleich den Pleuralganglien sind auch diese Zentren von kleinsten, dicht beisammen liegenden chromophilen Ganglienzellen gebildet.

Schon früher habe ich darauf mehrfach hingewiesen, daß ich ein gemeinsames Zentrum des ganzen Eingeweidenervensystems (vordere und hintere Eingeweideganglien, Intestinalganglien) annehme und daß ich jene Nerven, die aus diesen Ganglien zur willkürlichen Muskulatur und Sinnesorganen treten, diesem System nur ein- oder angelagert sein lasse. Bezüglich des ersten Punktes sehe ich nun meine Voraussetzung bei Oliva begründet.

Bezüglich der Nerven aus den Cerebral- und Pedalganglien habe ich dem, was viele andere vor mir schon und auch ich festgestellt haben bei anderen Formen, für Oliva nichts Wesentliches hinzuzufügen. Bezüglich der Textur möchte ich aber einiges bemerken. Es sind dies nur nebenbei gemachte Beobachtungen, denn zur Erörterung des Baues bedarf es frischen Materials, um mit den neuen Methoden der Technik arbeiten zu können, welche Arbeit an dem leicht zu erhaltenden Materiale von Murex geleistet werden könnte, natürlich von einem, der der Nervenlehre nicht fernsteht.

An den Cerebralganglien lassen sich, wie ich dies schon bei Concholepas betont habe, zwei Abschnitte unterscheiden: ein oberer (Textfig. 1 *o*) und ein unterer (*u*). Die Hauptbedeutung dürfte indessen dem oberen Abschnitte zukommen, indem sich dort auch eine ganz bestimmte Sonderung zeigt. Es findet sich ein kleinzelliger Kern (*g*) — nicht so kleinzellig wie das Mantelganglion — dem unten eine feine „Markmasse“ entspricht, und dem nach hinten ein aus größten, birnförmigen Zellen gebildeter Kern (*g'*) fest anlagert. Aus letzterem entspringen die Nerven, sowie zu hinterst die kommissuralen Verbindungen. Nie entspringen solche aus dem kleinzelligen Kern. Es wäre also wohl möglich, daß wir in dem kleinzelligen frontalen Kerne eine Intelligenzsphäre, ähnlich wie bei höheren Würmern und bei den Arthropoden im Globulus (pilzhutförmigen Körpern) vor uns haben.

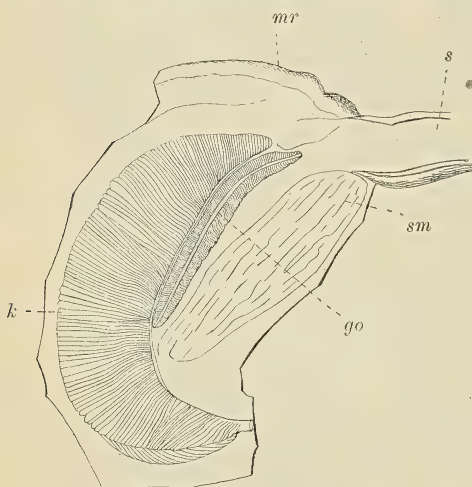


Fig. 2. Kieme (*k*) samt dem Geruchsorgan (*go*), *sm* Spindelmuskel, *mr* Mantelrand, *s* Sipho.

Erwähnen möchte ich noch, daß das Subintestiganglion auch mit dem anderseitigen Pedalganglion durch kommissurale Verbindung zusammenhängt (*y*). Es erfolgt dies sowohl durch die untere wie obere Pedalkommissur.

Bezüglich der Sinnesorgane möchte ich kurz nur folgendes mitteilen.

Das Geruchsorgan hat den gewöhnlichen doppeltbefiederten Bau, allein er ist lang, länger als bei anderen mir bekannten Rachiglossen. Es (*go*) reicht dann mit seiner vorderen Spitze noch in den Sipho (Textfig. 2 *s*), bis etwa zum zweiten Drittel der Kieme nach hinten.

Die sehr kleinen, dem allgemeinen Typus des geschlossenen Prosobranchierauges sich fügenden Augen sitzen lateral dem Fühler an (Textfig. 3 A). Dieser ist an seinem basalen Zweidrittteil dick, verdünnt sich aber dann dort, wo das Auge anliegt, plötzlich.

Darmsystem.

Der auf den Munddarm folgende Rüsseldarm (Fig. 5 *rd*) ist entsprechend dem Rüssel lang, doch eng. Er wird durch ein niedriges Cylinderepithel ausgekleidet, in dem sich auch zahlreiche Becherzellen vorfinden [1]). An der Rüsselwurzel geht der Rüsseldarm in die drüsige birnförmige Erweiterung über (*b*), welches Gebilde ich für Muriciden und Bucciniden ausführlich beschrieben habe (6) und hier dem dort Mitgeteilten weiter nichts beizufügen hätte. Sie hat bekanntlich bei den Rachiglossen allgemeine Verbreitung und fehlt, soviel bisher bekannt, nur den Fusiden. Der verengte hintere Abschnitt der birnförmigen Erweiterung geht dann allmählich in einen weiteren Vorderdarmabschnitt über (*o*). Gleich hinter dem birnförmigen Organe umgreift der Schlundring den Darm. Schon an dieser Stelle, dann im ganzen langen hinteren Vorderdarmabschnitt bis zu dem Magen hin, verändert das Epithel seinen früheren Charakter. Es ist ein hochcylindrisches, nur von einerlei Zellen gebildetes Epithel. Die Zellen sind stark gekörnt, färben sich in diesem Zustande mit Alaunkarmin nur wenig; diese Körner verschmelzen aber dann miteinander zu einer gleichartig scheinenden Masse, und diese färbt sich dann sehr intensiv. Auch möchte ich noch bemerken, daß der beschriebene Darmteil bis zu seinem Ende zweimal sich etwas erweitert, ohne daß es zu irgend einer weiteren Differenzierung käme.

In das vordere Viertel dieses Vorderdarmteiles mündet, wie auch sonst, die stark braun gefärbte große Vorderdarmdrüse (*D*). Sie ist nicht so mächtig entfaltet wie bei Murex oder geradezu bei Concholepas, verharrt vielmehr etwa auf dem Zustand von Purpura oder Monoceros, hat aber mit allen diesen Formen das Gemeinsame, daß sie nicht bloß die eine Darmwand occupiert, wie bei vielen Tänioglossen, sondern eine völlig von der Darmwand getrennte Drüse ist, die nur durch einen Ausführungsgang mit dem Vorderdarme sich verbindet. Es legt sich die Drüse infolge ihrer Länge in Windungen, an denen äußerlich keine Drüsen-

1) Außer Becherzellen im Epithel des Rüssels finden sich auch noch viele flaschenförmige Drüsenzellen dort vor, deren basales Ende, entsprechend der Länge der Drüsenzellen, subepithelial liegt.

läppchen sich zeigen. Wie ich es ausführlichst dargestellt hatte, mündet die große Vorderdarmdrüse an einer Stelle bei Concholepas in den Vorderdarm, an der sich ein Teil des Darmes drüsig entfaltete und ein Teil dieser drüsigen Wand kann sich bei Murex tenuispina sogar auf den Ausführungsgang der großen Vorderdarmdrüse fortsetzen. Bei Murex trunculus endlich hat sich das betreffende Drüsengewebe zu einer kleinen Ausbuchtung an der Darmwand entfaltet, und der Gang der großen Vorderdarmdrüse mündet direkt in sie. Bei Oliva ist nun insofern noch ein weiterer Schritt in dieser Richtung hin erreicht, als ihre kleine unpaare Vorderdarmdrüse, wie ich sie nannte, als eine Erweiterung des Ausführungsganges von der großen Vorderdarmdrüse erscheint (*l*), also wie bei Murex radix. Von den Buccal- oder Speicheldrüsen möchte ich kurz bemerken, daß sie wie überall bei den Rachiglossen auch hier einen einheitlichen Bau besitzen und wie dort fast überall flockig-acinös sind (*bd*). Ihr langer Ausführgang ist zwar scheinbar überall gleich weit, bei näherer Betrachtung von Schnitten ist aber der kleinere hintere Abschnitt etwas dicker. Es rührt dies daher, daß außer der fast kubischen epithelialen Auskleidung der Röhren und ihrer feinen Kreismuskellage an dem dicken Abschnitt außen von der Muscularis noch eine ansehnliche Lage von Drüsenzellen sich vorfindet, deren langer Hals, die Muscularis durchbrechend, zwischen den kubischen Zellen in das Lumen des Ganges mündet. Es haben diese langhalsig-flaschenförmigen Zellen an dem hinteren Teile des Drüsenausführungsganges mit den kubischen Drüsenzellen der Drüsenacini nichts zu tun und scheinen nach dem Verhalten gegen die Färbung physiologisch denen völlig fernzustehen. Es erinnert aber dieses Verhalten an jenes bei Concholepas, wo nach meiner Darstellung (6) der hintere Abschnitt des Ausführungsganges der Buccaldrüsen vom vorderen verschieden ist. Zu einer Differenzierung der Buccaldrüsen kommt es ja bei den Rachiglossen, soweit bekannt, außer bei Halia nach Poirier (11), im Gegensatz zu den Täniglossen nirgends. Doch könnte eine solche Differenzierung am Ausführwege, wie bei Oliva, immerhin einstens dazu als erster Beginn gegolten haben.

Bei dem Einmünden in den Magen (*M*) verengt sich etwas der Vorderdarm. Der Magen ist klein, wie bei den meisten Rachiglossen, und von gleicher Gestalt. Ebenso ist der Enddarm (*ed*) kurz und zum Schlusse erweitert.

Niere und Geschlechtsapparat.

Wie ich dies bereits vor nunmehr 20 Jahren gezeigt habe (5), gliedert sich die Niere bei den Prosobranchiern von den Rhipidoglossen aufwärts, aber schon bei diesen beginnend (Trochiden), in einen links- und rechtsseitigen Lappen, welch letzterer sogar manchmal in Unterlappen zerfällt (Dolium). Der linke Lappen ist dabei auch histologisch vom rechtsseitigen verschieden, doch münden sie ja beide in den gemeinsamen Nierensack, dessen Wände sie ja zum Teil bilden[1]). Darum ist es denn nur der Unwissenheit zuzuschreiben, wenn der linke Nierenlappen als etwas der Niere Fremdes zu deuten versucht wurde.

Während nun auch in der Färbung sich der Unterschied zwischen den beiden Hauptlappen zu zeigen pflegt, indem der linke Lappen nicht braun, wie der rechte, sondern gelbweiß ist, vermisse ich dies bei Oliva. Beide Lappen sind gleich braun gefärbt (Fig. 7, 8). Allerdings konnte ich bezüglich der Histologie nichts feststellen, da der Eingeweidesack zu Schnittzwecken sich wenig mehr eignete. Doch zeigt sich in der Anordnung der Läppchen ein Unterschied zwischen den beiden Lappen: während nämlich jene des linken Lappens parallel zueinander, senkrecht auf die Nierenlängsachse gestellt sind (Fig. 8 *n'*), sind jene des rechten Lappens baumförmig verzweigt angeordnet, wobei die Aeste von einem längs orientierten Hauptast abgehen (*n*). Von diesen Aesten, doch als ihre Fortsetzung kenntlich, sind links von der Nierenvene des rechten Lappens (Fig. 7 *n*) die Läppchen, getrennt voneinander, in zueinander parallelen Reihen angeordnet (Fig. 8 *nn*), was eine Eigentümlichkeit der Oliva ist.

Beide Nierenlappen stoßen an der dorsalen Nierensackdecke fest aneinander (Fig. 7). Hierbei liegt die Nierenvene des linken Lappens der rechten Pericardwand an, jene des rechten aber verläuft auf der Mitte ihres Lappens.

Es mündet der Nierensack, wie bei allen höheren Prosobranchiern, mit wulstrandigem Schlitze (Fig. 8 *s*) in die Kiemenhöhle, mit kurzem, aber weitem schlitzförmigen Trichter (*tr*) rechts vom Vorhof in das Pericard. Gleich hinter dieser Oeffnung findet sich ein gelblicher, S-förmig gekrümmter kleiner Wulst in der rechten Pericardwand, welcher nur als Pericarddrüse gedeutet werden kann.

---

1) Es entfaltet sich die Niere der Mollusken aus dem größten Teil des Cöloms, wie ich dies nächstens ausführlichst zeigen werde.

Wie überall bei ausgesprochen hoher Aufrollung des Eingeweidesackes, nimmt die Geschlechtsdrüse die hintersten Windungen ein, zum Teil noch mit der sog. Leber. Es zieht ein dünner, dehnbarer Ovidukt in einen muskulös schlauchförmigen Uterus (Fig. 6 *u*), dem eine mächtige Uterusdrüse (*udr*) anliegt, um gemeinsam mit dem Uterus nach außen zu münden. Es hat die dicke Wand dieser Drüse ganz den Bau des Uterus bei anderen Formen.

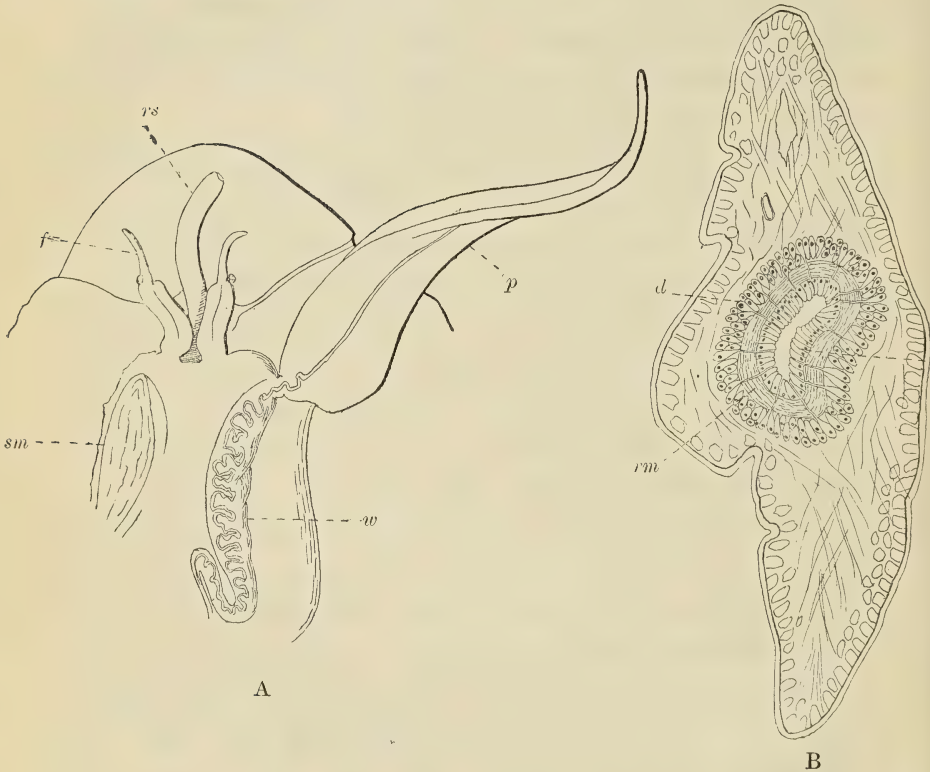


Fig. 3 A u. B. A Vorderteil von oben nach Entfernung des Kiemenhöhlendaches und der Kieme. *rs* Rüssel, *f* Fühler, *sm* Spindelmuskelansatz, *p* Penis, *w* Wulst, in dem der geschlängelte Samengang verläuft. — B Querschnitt durch den Penis. *e* Epithel, *rm* Ringmuskelschicht, *d* Drüsenzellenlage.

Bei dem männlichen Tiere führt der kurze Samengang bis in die Kiemenhöhle, um sich hier dann an deren Boden in einen Wulst zu versenken (Textfig. 3 A *w*). Es reicht dann dieser Wulst, zu Beginn eine Schlinge bildend, bis zum mächtigen Penis (*p*), an dessen Wurzel mit ihm verschmelzend. Schnitte, sowie Total-

präparate, an denen das Integument und zum Teil die Muskulatur abgehoben und das Präparat nach erfolgter Färbung in Glycerin aufgehellt ward, zeigen, daß der Samengang, sich im Wulste in zahlreiche Schlingen legend, den Penis erreicht, dann in geradem Verlaufe in dessen Mitte das freie Penisende erreicht. Dort öffnet sich der Gang nach außen.

Es hat sich somit bei Oliva die ursprüngliche Samenrinne zum Penis zu einem Kanal abgeschlossen. Aber auch eine weitere Differenzierung an diesem Samengange ist zu erwähnen. Ueberall, im Wulste sowohl wie im Penis, wird dieser Samengang von einer ansehnlichen Ringmuskellage umgeben (Textfig. 3 B *rm*) und der Kanal von einem hohen drüsigen Epithel (*e*) ausgekleidet. Dazu gelangt noch um die Muscularis herum eine Drüsenlage (*d*), bestehend aus birnförmigen Einzelzellen mit langem Mündungsstück. Diese Mündungsstücke durchbohren die Muscularis, um dann zwischen den Zellen des inneren Epithels zu münden.

Bei Concholepas habe ich (6) eine große Zahl schlauchförmiger Drüsengruppen beschrieben, die je mit einem gemeinsamen Gange in den hinteren Abschnitt des langen und vielfach gewundenen Samenganges münden. Es wäre nun möglich, daß die Drüsenschicht wie der äußere Samengang der Oliva jene Drüsen von Concholepas physiologisch vertritt, ohne selbstverständlich mit jenen homolog zu sein.

Fassen wir nun das hier Mitgeteilte zur Feststellung der systematischen Stellung der Oliva zusammen, so ließe sich etwa folgendes Bild entwerfen.

Nach der ganzen Organisation steht Oliva den Muriciden und Bucciniden durchaus nicht fern, ja die Annahme, daß ihre Ahnen sich von dort abgezweigt, drängt sich sogar von selbst auf. Dabei zeigt sich eine starke eigenartige Entfaltung, die ja auch im äußeren Habitus sich kundgibt. Sowohl das Gehäuse, das nun einen Deckel entbehren kann und von demselben nicht einmal rudimentärerweise etwas aufweist, als auch die Fußbildung geben ihr einen eigenartigen Charakter. Dabei ist unzweideutig daran festzuhalten, daß die Gattung Oliva das variable Endglied einer Abzweigung ist, daß somit die Formen, von denen die Gattung abzweigte, nur durch Zwischenglieder festzustellen sind.

Bekanntlich zählt man zur Familie der Olividen noch eine ganze Zahl anderer, so: Harpa, Ancillaria, Olivancillaria und

Dipsacus. Von diesen besitzt nur Olivancillaria einen Deckel. Es wird also wohl anzunehmen sein, daß in Olivancillaria eine der ältesten Formen der Olividen erhalten ist, und daß möglicherweise auch Harpa noch älter als Oliva ist. Bei diesen hatte wohl die Differenzierung des Fußes begonnen und durch Oliva hinübergeführt zu Ancillaria, wo der höchste Grad erreicht ist und der Hauptfußrand das Gehäuse zum Teil zudeckt. Freilich könnte auch daran gedacht werden, daß hier aus den gegebenen Verhältnissen sich etwas durch eine ähnliche Lebensweise, wie sie Naticiden führen, entfaltete, daß also hier durch neue Anpassung aus dem bereits für andere Anpassungen Geschaffenem etwas erzielt wurde, was durch die Familie nicht direkt erstrebt ward.

Heidelberg, im Mai 1905.

Literatur.

1) BRONN, H. G., Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Weichtiere. 1862.
2) BOUVIER, E. L., Système nerveux des Gastéropodes prosobranches. Ann. d. Sc. nat., Sér. 7, T. III.
3) GROBBEN, C., Zur Morphologie des Fußes der Heteropoden. Arbeit. d. Zoolog. Instit. zu Wien, Bd. VII, 1887.
4) HALLER, B., Zur Kenntnis der Muriciden. Denkschriften d. K. Akad. d. Wiss. zu Wien, math.-nat. Kl., Bd. XLV, 1882.
5) — Beiträge zur Kenntnis der Niere der Prosobranchier. Morphol. Jahrb., Bd. XI, 1885.
6) — Die Morphologie der Prosobranchier etc. I. Rachiglossen. Morphol. Jahrb., Bd. XIV, 1887.
7) — Die Morphologie der Prosobranchier etc. IV. Die longicommissuraten Täniglossen. Morphol. Jahrb., Bd. XIX, 1893.
8) — Studien über docoglosse und rhipidoglosse Prosobranchier, Leipzig 1894.
9) LINDEN, M. Gräfin v., Die Entwickelung der Skulptur und der Zeichnung bei den Gehäuseschnecken des Meeres. Zeitschr. f. wiss. Zoolog., Bd. LXI, 1895.
10) MARTINI, F. H. W., und CHEMNITZ, Neues systematisches Conchylienkabinet, Bd. II, Nürnberg 1773.
11) POIRIER, M. J., Recherches anatomiques sur l'Halia priamus. Bull. Soc. malac. de France, T. II, 1885.

Tafelerklärung.

Tafel XXVII.

Fig. 1. Vier verschiedene Zeichnungen des ganzen Gehäuses von vier verschiedenen ungleich großen Tieren von oben. 2 : 1.

Fig. 2. Ein Stück aus der ersten Windung des Gehäuses eines noch nicht mit Zickzackstreifen versehenen Exemplares.

Fig. 3. Der Fuß, A von oben, mit dem Kopfe, nach Abtragung des übrigen Körpers; B von unten. *pp* Propodium mit der Mündung der Fußdrüse auf B, *p* Podium, *f* Fühler. Nat. Gr.

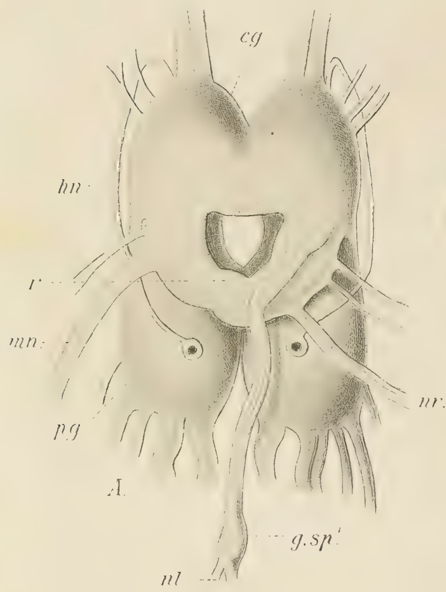
Fig. 4. Der Schlundring, A von oben und hinten, B von der rechten Seite. *cg* Cerebral-, *pg* Pedalganglien, *r* subösophagealer Halbring, *hn* Hörnerv oder der Nerv des statischen Organes (Otocyste), das jederseits dorsal dem Pedalganglion aufliegt, *mn* linker Mantelnerv, *g.sp*, der hintere Abschnitt des Supraintestinalganglions, *nl* linke, *nr* rechte Intestinalkommissur, *veg* rechtes vorderes Eingeweideganglion. Cca. 11 : 1.

Fig. 5. Darmsystem, von oben gesehen. *bm* Buccalmasse, *bd* Buccal- oder Speicheldrüsen, *g* deren Gang, *rd* Rüsseldarm, *ö* hinterer Teil des Vorderdarmes, *b* dessen birnförmige Erweiterung, *l* unpaare Vorderdarmdrüse, *D* große Vorderdarmdrüse, *M* Magen, *L* Mitteldarmdrüse (sog. Leber). Cca. 5 : 1.

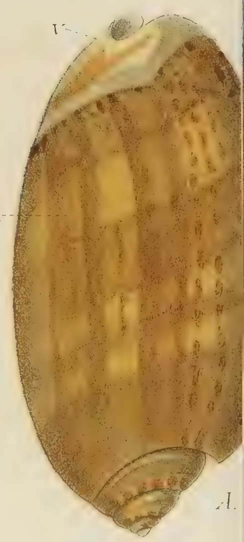
Fig. 6. Weiblicher Geschlechtsapparat. *ov* Ovarium, *u* Uterus, *udr* Uterusdrüse. Cca. 4 : 1.

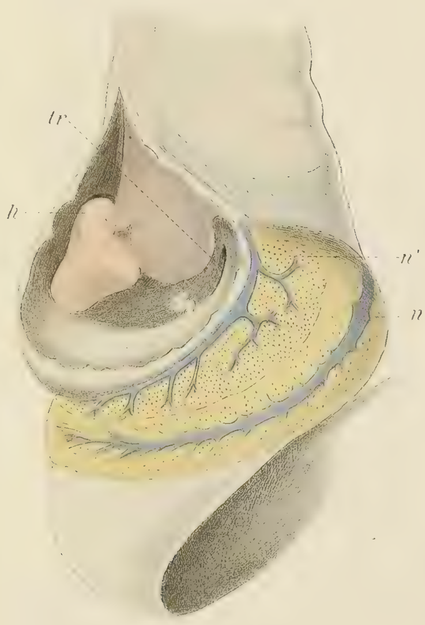
Fig. 7. Niere und Herz, von oben gesehen; das Pericard geöffnet. *h* Herz, *n* linker, *n'* rechter Nierenlappen. Die Nierenvenen blau. *tr* Trichter. Cca. 4 : 1.

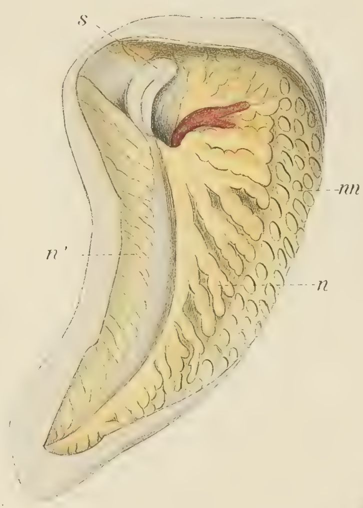
Fig. 8. Die Niere, von oben der Länge nach geöffnet. Nierenarterie rot. *s* äußere Nierenmündung, *n'* linker, *n* rechter Nierenlappen, *nn* des letzteren linker Rand. Cca. 4 : 1.















B. Haller

Verl. v. Gusta



cher, ...



Verl. v. Gustav Fischer, Jena.

(Aus dem Zoologischen Institut zu München.)

Beiträge zur Kenntnis des Cirkulationssystems der Insekten.

Von

Andrei Popovici-Baznoșanu (Bukarest).

Hierzu Tafel XXVIII und 17 Figuren im Text.

Einleitung.

Wenn jemand sich über den Bau des Herzens der Insekten informieren wollte, würde er über die mannigfachen Ansichten, welche man in den verschiedenen Lehrbüchern der Zoologie und vergleichenden Anatomie findet, überrascht sein.

Boas (1901), Vogt und Yung (1889—1894), Fleischmann (1898), E. Perrier, Kolbe (1893) u. a. betrachten das Herz der Insekten als eine Röhre, die in Kammern geteilt ist, deren Grenzen mehr oder weniger mit den Grenzen der Körpersegmente zusammenfallen. Die Kammern sollen voneinander durch Interventrikularklappen getrennt sein. An den Seitenwänden einer jeden Kammer findet man zwei Oeffnungen, durch welche die Leibeshöhle mit dem Herzen in Verbindung steht.

Als Beispiel dieser Auffassung führe ich die von Kolbe (1893) gegebene Darstellung an: „Jede Herzkammer besitzt zwei Oeffnungen (Spalten, Ostien), an jeder Seite eine, und zwei Klappen, auch Interventrikularklappen genannt. Die Oeffnungen der Kammern liegen in dem erweiterten Teile derselben an den Seiten oder mehr nach der Oberseite gerückt. Die Klappen befinden sich an der Grenze zweier Kammern, sind stets nach vorn gerichtet und bestehen aus zarten, zuweilen gegliederten Hautfalten.“

Zur Erläuterung dieser Darstellung gibt Kolbe eine Originalzeichnung, mit welcher die von Boas gegebene im wesentlichen übereinstimmt.

Eine zweite Auffassung des Insektenherzens wird von Taschenberg (1879), Hatschek und Cori (1896), Claus (1891), Hayek (1881), Judeich und Nitsche (1895) vertreten. Dieselben sehen ebenfalls das Herz als in nacheinander folgende Kammern geteilt an, welche Seitenostien haben, aber die Kammern sind nicht durch

Klappen, sondern nur durch Einschnürungen der Herzwände abgegrenzt, welche mehr oder weniger mit den Segmentgrenzen zusammentreffen. — Diese Schriftsteller erwähnen nichts von den Interventrikularklappen. Als Beispiel dieser Auffassung führe ich die von Taschenberg (1879) gegebene Darstellung an: „Das Rückengefäß ist durch dreieckige Muskeln an der Rückenfläche des Hinterleibes befestigt, durch quere Einschnürungen in zahlreiche (häufig 8) Kammern abgeteilt und mit ebenso viel paarigen Spaltöffnungen an den Seiten versehen.“

Bei einer dritten Reihe von Schriftstellern (Richard Hertwig [1903], A. Goette [1902], Kennel [1893], Huxley [1878] etc.) findet man weder eine Erwähnung der Interventrikularklappen noch der Herzkammern; sie betrachten das Herz als eine Röhre mit symmetrisch geordneten seitlichen Ostien.

So sagt R. Hertwig (1903): „Dicht unter den Rückenschienen liegt das langgestreckte, schlauchförmige Herz in einem besonderen Raum, den man Pericardialsinus nennt. Derselbe ist ein Teil der Leibeshöhle, welcher von dem übrigen perigastrischen Abschnitt der Leibeshöhle durch eine quere, unvollkommene Scheidewand, in welcher die linken und rechten Flügelmuskeln verlaufen, getrennt wird. Das Herz empfängt sein Blut durch seitliche Ostien (8 Paar, oft auch weniger) aus dem Pericardialsinus, selten direkt aus der großen Leibeshöhle durch ventrale Oeffnungen (Orthopteren).“

Dieser Auffassung stehen Railliet (1895), Altum (1881) etc. sehr nahe, welche zwar auch annehmen, daß das Herz aus Kammern besteht, die Kammergrenzen aber auf Falten zurückführen, welche zugleich die Ostien tragen. So sagt Railliet (1895): „Ces chambres sont séparées par des replis membraneux offrant chacun deux orifices latéraux par lesquels le sang pénètre du sinus péricardique dans le cœur.“

Um endlich diese Analyse der Lehrbücher der Zoologie zu beschließen, muß ich noch Henneguy (1904) anführen, dessen Darstellung ich wörtlich zitiere, da sie mir nicht ganz verständlich ist: „Les chambres cardiaques ou ventriculites communiquent entre elles par des orifices présentant des replis valvulaires dirigés d'arrière en avant. Dans ces replis de chaque côté on trouve un orifice appelé ostiole non pourvu de valvules faisant communiquer les chambres avec la cavité générale.“

Woher kommen nun diese so verschiedenartigen Darstellungen? Welches ist der Ursprung des Schemas, nach welchem das Herz

in gut voneinander getrennte Kammern geteilt ist? Bei welchem Insekt findet man das so oft beschriebene regelmäßige Alternieren der Ostien und Klappen?

Sind sie durch Befunde veranlaßt, welche an verschiedenen Arten gemacht und unberechtigterweise auf die gesamte Klasse verallgemeinert wurden? Unterliegt der Bau des Insektenherzens in der Tat so tiefgreifenden Modifikationen, wie man aus den in der Literatur vorliegenden Angaben erwarten sollte? Oder sind die Unterschiede der Darstellung auf Mißverständnisse zurückzuführen?

Zur Klarstellung dieser Fragen habe ich auf den Rat meines hochverehrten Lehrers, Herrn Professor Dr. Hertwig, während des verflossenen Jahres in seinem Laboratorium in München über das Herz der Larven von Insekten Untersuchungen angestellt, welche später auch an ausgebildeten Insektenformen forgesetzt worden sind. Diese Untersuchungen haben mich zu den Ergebnissen geführt, welche dieser Arbeit zu Grunde gelegt werden sollen.

Niemals werde ich die Aufmunterungen und das Wohlwollen, welches mir mein Lehrer bezeigt hat, vergessen; ohne dessen Hilfe ich es nicht gewagt haben würde, eine Arbeit, welche anfangs undankbar schien, zu unternehmen.

Gleichzeitig benutze ich die Gelegenheit, auch Herrn Dozent R. Goldschmidt, Assistent des Laboratoriums, meinen Dank abzustatten für die vielen mir zu teil gewordenen Ratschläge.

Herrn H. Prantl, der in liebenswürdigster Weise mir bei der Uebersetzung vorstehender Arbeit mitgeholfen hat, fühle ich mich ebenfalls verpflichtet, meinen Dank auszudrücken.

Meine Untersuchungen habe ich mit Beobachtungen an lebenden Tieren begonnen und wählte dazu folgende Insektenlarven:

1) Larven der Gattung Chironomus und Tanypus;
2) Larven der Ephemeriden.

A. Morphologie.

I. Die Chironomidenlarven.

Man kann sich diese Larven leicht verschaffen, da man sie in allen stehenden Gewässern findet; und weil man dieselben länger in dem Laboratorium aufbewahren kann, sind sie ein ausgezeichneter Gegenstand für die biologischen Untersuchungen. Im allgemeinen sind sie durchsichtig genug, um die Herzschläge beob-

achten zu lassen. Einige Schwierigkeiten ergeben sich bei dem Versuch, die Tiere auf den Objektträger in eine für mikroskopische Betrachtungen günstige Lage zu bringen, denn sie führen nach allen Richtungen hin Bewegungen aus, was den Namen „Harlequin“, den ihnen die Naturforscher gegeben haben, rechtfertigt. Man legt das Tier auf den Objektträger und überrascht es in dem Augenblick, wo es sich in der ausgebreiteten Lage befindet und zu kriechen anfängt, indem es die Dorsalseite nach oben gerichtet hat, alsdann legt man plötzlich ein Deckglas darüber.

Meistens, trotz aller Schnelligkeit, hat das Tier Zeit, eine leichte Bewegung zu machen, wenigstens mit einem Teile des Körpers. Es genügt, um es in die richtige Lage zu bringen, die Ränder des Deckglases mit einer Nadel nach links oder rechts zu verschieben.

Wenn man nun das Präparat unter das Mikroskop bringt, sehen wir nur die Herzschläge. Zur Beobachtung mancher Einzelheiten muß man oft ungefähr eine Stunde warten, bis das Tier gut gedrückt ist und die Bewegungen des Herzens soviel als möglich in derselben Ebene ausgeführt werden; dann kann man stärkere Systeme und sogar Oelimmersion benutzen.

Ich habe versucht, den Bau des Herzens durch Totalfärbung deutlicher zu machen, aber ohne jedes Ergebnis. Die Gewebe, welche das Herz umgeben, verlieren durch die Färbung ihre Durchsichtigkeit, wodurch sich das darunter liegende Herz der Beobachtung entzieht.

Meine Untersuchungen beziehen sich auf mehrere Arten, einige derselben konnte ich bestimmen, andere nicht.

Die von mir bestimmte Art ist:

1) Chironomus dorsalis, sie ist an folgenden Merkmalen zu erkennen: rot gefärbte Larve, welche am hinteren Teil des Körpers 4 schlauchförmige Anhänge hat, welche auf der Ventralseite liegen. Neben den Lateralwänden des Herzens vor jedem Ostienpaar befinden sich 4 Zellen von runder Form und exkretorischer Funktion, es sind die sogenannten Pericardialzellen.

Die von mir nicht bestimmten Larven bezeichne ich als:

2) Tanypus sp.?, dieselbe besaß folgende Merkmale: die 3 Brustringe verwachsen, die vorderen beiden Pedes spurii besitzen ein gemeinsames Basalstück.

3) Chironomus sp. I: wenig gefärbte Larve, welche entwickelte Borsten auf den Seiten des Körpers hat; in jedem Segment befinden sich neben den Lateralwänden des Herzens je 2 Pericardialzellen.

4) Chironomus sp. II: gewöhnlich rot gefärbte Larve, welche an den Lateralwänden des Herzens Anhäufungen von Pericardialzellen hat.

Für die Beobachtungen habe ich eine große Anzahl Larven derselben Art zur Verfügung gehabt, und bei vielen von ihnen habe ich ihre Entwickelung bis zur Verpuppung verfolgen können.

Je mehr sich die Puppe entwickelt, desto undurchsichtiger wird das Tier, so daß man schließlich bei angestrengter Untersuchung den Herzbau nicht mehr studieren kann.

Bei meiner Darstellung beginne ich mit Larven, welche eine sehr große Zahl von Ostien besitzen. Ich werde die Ostien von hinten nach vorn numerieren.

1. Die Larve von Chironomus sp. I.

Bei dieser Chironomusart erstreckt sich das Herz vom 11. bis zum 5. Segment des Körpers, um sich von da in die Aorta fortzusetzen.

Im 11. Segment finden wir am hinteren Ende des Herzens ein Paar Ostien, welche Terminalostien genannt werden können. Die anderen Ostienpaare finden sich an den Seitenwänden des Herzens, man kann dieselben Lateralostien nennen. Von diesen Lateralostien sind diejenigen, welche sich im 10., 9. und 8. Segment des Körpers finden, gut entwickelt, während die Lateralostien im 7., 6. und 5. Segment um so weniger entwickelt sind, je weiter sie nach vorn gelagert sind. Von den Rändern der gut entwickelten Ostien springen in das Herzlumen Falten vor, dieselben sind an den Terminalostien schräg von hinten nach vorn gewandt, an den Lateralostien stehen sie zur Längsachse, resp. zu den Seitenwänden des Herzens senkrecht.

Zwischen 2 aufeinander folgenden Lateralostienpaaren findet man je ein Paar Muskelpeloten, d. h. je 2 einander gegenüberliegende Lateralzellen des Herzens, welche nach innen vorspringen.

Die Bezeichnung „Klappen“, welche Jaworówski für diese Bildungen anwendet, ist nicht richtig. Sie unterscheiden sich von Klappen durch ihre Struktur und ihre Funktion. Ich ziehe die Bezeichnung „Muskelpeloten“ vor, weil ich sie in Uebereinstimmung mit Jaworowski für Muskelzellen halte. Derselbe sagt: „Wenn ich bisher die in Rede stehenden Zellelemente als Muskelgebilde bezeichnete, so stütze ich mich dabei einmal auf die direkte Beobachtung ihrer Kontraktilität, besonders aber auf die Tatsache, daß diese Zellen wirklich die Anlagen für die späteren differenzierten resp. quergestreiften Muskelfasern darstellen.“

Die Terminalostien (Textfig. 1) haben die Gestalt von zwei Mundöffnungen. Jede Oeffnung besteht aus 2 Lippen, welche breit an der Basis beginnen und sich zu dünnen Randsäumen verschmälern. Jede Lippe besitzt gegen die Mitte einen Kern. Da die beiden Kerne einer Oeffnung sich während der Systole berühren, schließt sich dieselbe vollständiger.

Das 1. Lateralostienpaar (Textfig. 2) hat dieselbe Struktur wie das Paar der Terminalostien. Die vor ihm gelegenen Peloten des 1. Paares berühren sich während der Systole. Die Pelotenzellen zeigen während der Diastole auf ihrer Innenwand Runzeln, welche das Bild amöboider Fortsätze vortäuschen.





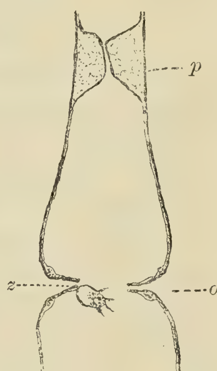


Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3.

Fig. 1. Das Terminalostienpaar des Herzens der Larve von Chironomus sp. I. Diastole. *o* Ostien.

Fig. 2. Das 1. Lateralostienpaar des Herzens der Larve von Chironomus sp. I. Diastole. *p* Pelote, *o* Ostien. Diese Bezeichnungen gelten auch für die Figg. 3, 4, 5, 6, 8, 10.

Fig. 3. Das 2. Lateralostienpaar des Herzens der Larve von Chironomus sp. I. Systole.

Diese Runzeln kann man auch an den anderen Muskelpeloten des Herzens (Textfig. 4, 5, 6) beobachten. Sie fehlen während der Systole.

Beim 2. Lateralostienpaar (Textfig. 3, 4) liegen die Kerne der Lippen mehr an der Basis, also in der Richtung der Seitenwände des Herzens verschoben. Beim 3. Paar (Textfig. 5) sind sie noch weiter verschoben, man findet sie an den Seitenwänden des Herzens selbst. Das 3. Pelotenpaar (Textfig. 5) ist weniger entwickelt als das 1. und 2 (Textfig. 2, 4). Beim 4., 5. und 6. Pelotenpaar wird die

Hervorwölbung immer schwächer, in gleicher Weise sind auch die entsprechenden Ostienpaare schwächer entwickelt (Textfig. 6—10).

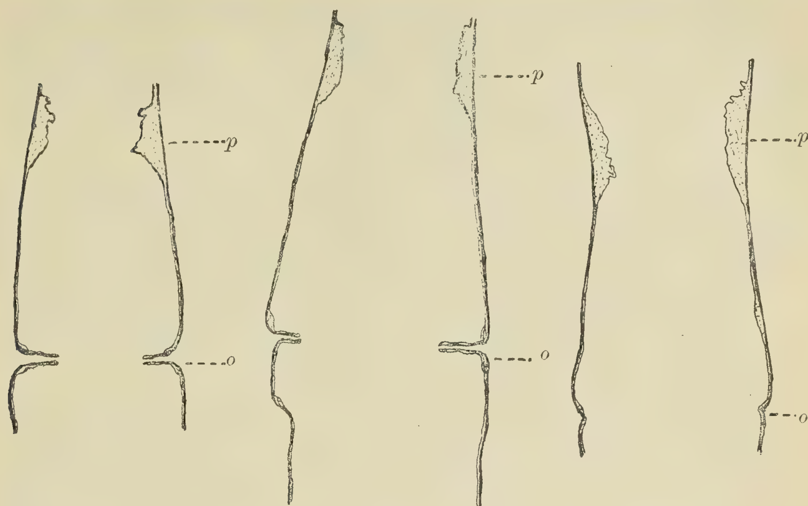


Fig. 4. Fig. 5. Fig. 6.

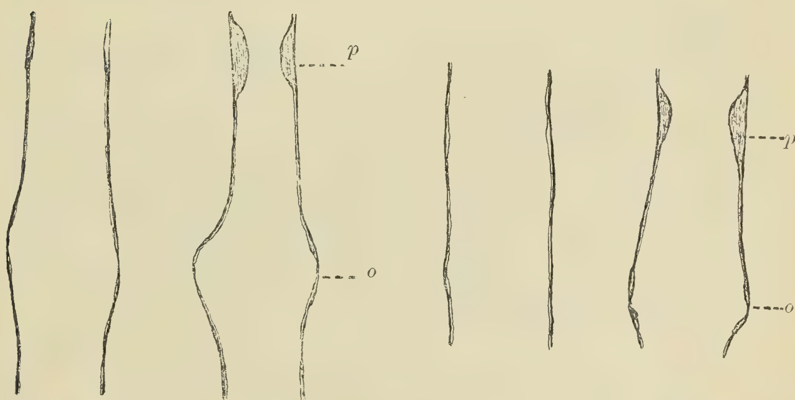


Fig. 7. Fig. 8. Fig. 9. Fig. 10.

Fig. 4. Das 2. Lateralostienpaar des Herzens der Larve von Chironomus sp. I. Diastole.

Fig. 5. Das 3. Lateralostienpaar des Herzens der Larve von Chironomus sp. I. Diastole.

Fig. 6. Das 4. Lateralostienpaar des Herzens der Larve von Chironomus sp. I. Diastole.

Fig. 7. Das 5. Lateralostienpaar des Herzens der Larve von Chironomus sp. I. Diastole.

Fig. 8. Dasselbe. Systole.

Fig. 9. Das 6. Lateralostienpaar des Herzens der Larve von Chironomus sp. I. Diastole.

Fig. 10. Dasselbe. Systole.

An der Stelle, wo sich das 4. Ostienpaar (Textfig. 6) finden sollte, ist das Herz durch zwei Eigentümlichkeiten ausgezeichnet; einmal ist es hier erweitert, zweitens findet man an den Seitenwänden eine schwache, an ihrem Grund nicht mehr unterbrochene Vertiefung. An den Stellen, an denen man das 5. und 6. Ostienpaar (Textfig. 7—10) erwarten sollte, sind nur noch die Erweiterungen der Herzwand vorhanden.

Gegen den vorderen Teil des Herzens zu sieht man, daß während der Systole die Peloten sich nur wenig nähern. Die Peloten 5 und 6 verflachen sich während der Diastole an den Herzwänden und werden nur während der Systole sichtbar.

Im 4. Körpersegment wird während der Systole ein 7. Pelotenpaar deutlich, zu dem kein entsprechendes Ostienpaar, nicht einmal Andeutungen eines solchen zu finden sind.

Ich fand zuweilen, an den Lippen der Ostien ansitzend, eine Zelle (Textfig. 3 *z*) von besonderer Struktur. Die laterale Hälfte dieser Zelle ist homogen, die axiale körnig. Solche Zellen wurden auch von Jaworowski gefunden, aber ihre Bedeutung nicht erkannt. Es ist sehr wahrscheinlich, daß sie exkretorische Zellen sind, welche die Aufgabe haben, das Blut vor seinem Eintritt ins Herz zu reinigen.

Aus meiner die Verhältnisse der ersten Chironomuslarve behandelnden Darstellung läßt sich entnehmen, daß hier nur die hinteren Lateralostienpaare gut entwickelt und für den Blutstrom passierbar sind, während die vorderen Ostienpaare in der Entwickelung gehemmt sind und nicht funktionieren. Aehnliches hat Pantel (1898) bei der Larve von Thrixion gefunden, bei welcher nur die 3 hinteren Lateralostienpaare tätig sind, während die 3 vorderen Paare funktionslos bleiben.

2. Die Larve von Tanypus sp.

Von den 4 Chironomidenarten, welche ich beobachtete, zeigt das Herz von Tanypus den höchsten Entwickelungsgrad der Ostien und Peloten. Da ich aber meine eingehendsten Untersuchungen und die Zeichnungen des Herzens an Chironomus sp. I machte, habe ich die Beschreibung mit dieser letzteren Art begonnen, statt mit Tanypus anzufangen.

Bei Tanypus erstreckt sich das Herz vom 11. bis zum 4. Segment des Körpers, um sich von da in die Aorta fortzusetzen. Es besitzt im 11. Segment ein Terminalostienpaar, das dieselbe

Struktur aufweist, welche schon bei Chironomus sp. I beschrieben wurde. In den Segmenten 10—4 findet man je ein Lateralostienpaar und entsprechende Peloten davor. — Hier sind im Gegensatz zu Chironomus sp. I alle Ostienpaare wohlentwickelt und funktionieren als solche. Im 3. Körpersegment finden wir ein 8. rudimentäres Pelotenpaar, aber kein entsprechendes Ostienpaar.

Bei den Larven von Chironomus sp. I und Tanypus sp. kann das Herz als ein erster Strukturtypus betrachtet werden, charakterisiert durch die Anwesenheit von Terminalostien und Lateralostien mit entsprechenden Peloten.

Bei den Larven von Chironomus sp. II und Chironomus dorsalis, deren Beschreibung folgt, ist das Herz anders gebaut und stellt einen zweiten Strukturtypus dar. Bei diesen Arten fehlen die Peloten vollständig und das Herz scheint durch ein Paar Klappen (von JAWOROWSKI fälschlich Interventrikularklappen genannt) in zwei Abschnitte geteilt, einen vorderen und einen hinteren. Diese zwei Strukturtypen sind schon von JAWOROWSKI unterschieden worden.

3. Die Larve von Chironomus sp. II.

Bei dieser Larve (Textfig. 11) endigt das Herz im 11. Segment mit einem Terminalostienpaar in der oben beschriebenen Weise.

Vor den Terminalostien findet man an der Grenze des 9. und 10. Segments das die Zweiteilung des Herzens bedingende Klappenpaar. In der Nähe der Klappen findet man das 1. Lateralostienpaar, welches gut entwickelt ist und dieselbe Struktur wie die Terminalostien hat. Die Klappen sind Falten der Herzwände, welche schräg von hinten nach vorn gerichtet sind und sich mit ihren Enden vereinigen. Während die oberen Ränder der Klappen an den Herzwänden befestigt sind, sind die unteren beweglich und können sich infolgedessen nähern und entfernen.

Von dem Vereinigungspunkte der beiden



Fig. 11. Hinterer Herzabschnitt der Larve von Chironomus sp. II, am lebenden Tier gesehen. *k* Klappe, *1lo* 1. Lateralostienpaar, *to* Terminalostien.

Klappen gehen feine Fäden aus, welche sich ebenfalls an den Dorsalwänden des Herzens anheften.

Die Klappen haben eine wichtige Funktion zu erfüllen. Wenn der hintere Abschnitt des Herzens sich kontrahiert, wird das Blut, welches sich hier befindet, nach vorn getrieben, es drängt die beiden Klappen auseinander und tritt in den vorderen Abschnitt des Herzens ein. Aber einmal eingetreten, drückt das Blut auf die beiden Klappen, welche sich bis zur Berührung nähern, wodurch jede Verbindung mit dem hinteren Abschnitt verhindert wird, und das Blut kann nicht dorthin zurückströmen.

Nach Jaworowski (1879) entstehen die Klappen aus Lateralzellen der Herzwände: „Bei der Untersuchung des Rückengefäßes ganz junger Larven von Chironomus variegatus, Ch. riparius und Ch. spec. fand ich an diesen Klappen einen Kern, der bei den erwachsenen Individuen sich mehr an die Seitenwandung zurückzieht oder von körnigem Inhalt derart überdeckt wird, daß er entweder selten oder gar nicht zur Wahrnehmung gelangt. Aus der Anwesenheit dieses Kernes und aus dem ganzen Verhalten der in Rede stehenden Klappen glaube ich nun schließen zu dürfen, daß letztere gleich den früher besprochenen gleichfalls von den primitiven Herzmuskelzellen abzuleiten sind."

Im vorderen Abschnitt des Herzens dieser Larve unterscheiden wir 4 Ostienpaare in rudimentärem Zustand.

4. Die Larve von Chironomus dorsalis.

Bei dieser Larve endigt das Herz ebenfalls im 11. Segment des Körpers mit einem Terminalostienpaar. Die Klappen befinden sich im 10. Segment in der Nähe der Grenze zum 11.

In der Nachbarschaft der Klappen findet man das 1. Lateralostienpaar, welches durch eine Einstülpung der Lateralwände des Herzens gebildet wird (Taf. XXVIII, Fig. A). In dem vorderen Herzabschnitt dieser Larve sind 3 in der Entwickelung gehemmte Ostienpaare.

Ich hatte Gelegenheit, genauere Bilder zu erzielen, welche es mir ermöglichten, von der Entwickelungsweise der Ostien mir eine Vorstellung zu bilden, indem ich unter das Deckglas einige Tropfen Pikrinessigsäure zusetzte. Das Tier wird durchsichtiger, und mit Immersion kann man leicht die nötigen Beobachtungen machen. Im 9.—7. Segment zeigt das Herz Erweiterungen an den Stellen, wo sich später die Ostien bilden werden, und an jeder

Seitenwand der Erweiterungen findet sich eine spindelförmige Zelle. Jede Zelle teilt sich in 2 solche, und in diesem Stadium finden wir 4 Zellen (Textfig. 12), je 2 links und rechts. Zwischen den beiden Tochterzellen einer Wand bildet sich eine kleine Einstülpung aus.

Bei der Larve von Chironomus dorsalis bleiben die Ostien auf diesem Entwickelungsstadium stehen. Nehmen wir an, daß die Einstülpungen gegen die Herzachse fortschreiten würden, so würden 2 einander gegenüberliegende Ostien entstehen.

Die Wände der Einstülpungen würden die Lippen der Ostien bilden, während die 2 Zellen, welche sich an den Lippen befinden, die bei der Larve von Chironomus sp. I beschriebenen Anschwellungen wären.



Fig. 12. Ein Teil des vorderen Herzabschnittes der Larve von Chironomus dorsalis. *lz* Lateralzelle, *tz* Zelle in Teilung.

Zusammenfassung. Beim Vergleich der 4 untersuchten Larvenarten von Chironomiden finden wir, 1) daß es bei den einen in der ganzen Länge des Herzens wohl entwickelte Ostien gibt, während bei den anderen die Ostien verschiedene Bildungshemmungen aufweisen; 2) die bestentwickelten Ostien befinden sich stets im hinteren Herzabschnitt. Das folgende Schema zeigt den Entwickelungszustand der entsprechenden Ostien bei den 4 untersuchten Arten:

	Terminalostien	Lateralostienpaare							
		1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.
Tanypus sp.	‖	‖o	‖o	‖o	‖o	‖o	‖o	‖o	o
Chironomus sp. I	‖	‖o	‖o	‖o	)(o	)(o	)(o	o	—
Chironomus sp. II	‖	‖	)(	)(	)(	)(	—	—	—
Chironomus dorsalis	‖	)(	)(	)(	)(	—	—	—	—

Nota. Die Nummern 1, 2, 3 etc. bezeichnen die Lateralostienpaare, und zwar von hinten nach vorn gezählt.

‖ bezeichnet die entwickelten Ostienpaare.

)(bezeichnet die in Entwickelungshemmung befindlichen Ostienpaare.

o bezeichnet die Muskelpeloten.

— bedeutet, daß das der Stelle entsprechende Ostienpaar fehlt.

Nach Grabers Untersuchungen (1872a, 1872b) hat das Herz von Chironomus plumosus eine ganz andere Struktur als das der von mir geschilderten Arten. Graber beschreibt im Gegensatz zum Herz von Melolontha, welches einen ersten Typus darstellt, das Chironomusherz als zweiten Typus des Insektenherzens. Bei demselben sollen die Interventricularklappen nicht wie bei Melolontha mit den Ostien zusammenfallen, sondern mit ihnen regelmäßig alternieren: „Die sogenannten Interventrikularklappen finden sich dagegen hier im Gegensatz zu Melolontha nicht in unmittelbarem Anschluß an die Ostienränder, sondern nehmen die Mitte zwischen je zwei aufeinander folgenden Ostienpaaren ein.“

Dieses hat sich aber nach meinen Untersuchungen als ein Irrtum erwiesen.

Schneider gibt eine Zeichnung des Herzens von Chironomus plumosus mit folgender Beschreibung: „Bei Chironomus habe ich das jüngste Stadium nicht beobachtet, die Larven, welche ich untersuchte, hatten jedenfalls schon eine Häutung bestanden, wie bei Corethra beginnt das Herz im vorletzten Segmente. Es hat am hinteren Ende zwei deutliche seitliche Oeffnungen, dann folgen im nächsten Segment wieder ein Paar (Fig. 1) Oeffnungen. Vor diesem Paar springt im Innern eine kegelförmige membranöse Klappe vor, der durch dieselbe abgeschlossene hintere Abschnitt des Herzens ist allein kontraktil, der ganze vordere Abschnitt, welcher bis zum Schlundringe reicht und sich dort öffnet, ist nicht kontraktil und ohne seitliche Oeffnungen.“

Nach dem Gesagten können wir den Bau des Herzens von Chironomus plumosus einreihen in den zweiten Strukturtypus, welchen ich bei Chironomus dorsalis und Chironomus sp. II beschrieben habe, und welchen auch Jaworowski bei Chironomus variegatus und Chironomus riparius gefunden hat.

II. Die Ephemeridenlarven.

Ich habe meine Untersuchungen hierüber meistens an der Larve von Cloë dipterum angestellt und meine Beobachtungen an lebenden Tieren begonnen, welche ich in hohlen Objektträgern untersuchte. Außerdem habe ich konserviertes Material benutzt

und den Bau des Herzens auf Querschnitten untersucht. Als Fixiermittel habe ich heißes Sublimat und HENNINGS Fixativ (Die Mikrotechnik des Chitins, Zeitschrift f. wiss. Mikroskopie, Bd. XVII, p. 311) benutzt.

Wie bei Chironomus ist auch hier die Totalfärbung des lebenden Tieres für das Studium des Herzens ohne Ergebnis geblieben.

Bei Cloë erstreckt sich das Herz durch die ganze Länge des Abdomens, und man kann seine Verlängerung — die Aorta — bis an die Cerebralganglien verfolgen. Am hinteren Ende gibt das Herz 3 zarte Gefäße ab, welche in die 3 Schwanzborsten verlaufen.

Während der hintere Abschnitt des Herzens der Beobachtung leicht zugänglich ist, ist dies infolge der Anordnung des subkutanen Fettgewebes bei dem vorderen Abschnitt nicht der Fall. Hier ist das Fettgewebe reichlich entwickelt und erzeugt in jedem Körpersegment Anhäufungen in Form eines Dreieckes.

Am hinteren Teile verschwindet diese Anordnung des Fettgewebes und macht kleinen Anhäufungen desselben Platz, welche neben den Lateralwänden des Herzens liegen.

Im folgenden werde ich den Bau des Herzens, die Schwanzgefäße und endlich die accessorischen Organe, welche die Blutzirkulation bewerkstelligen, beschreiben.

Das Herz der Cloëlarve besitzt 10 Lateralostienpaare, ein Paar in jedem Segment derart, daß das 1. Ostienpaar im Metathorax liegt, das letzte im 9. Abdominalsegment; das letzte Abdominalsegment besitzt keine Ostien mehr wohl aber ein Paar nach rückwärts gewandte Klappen.

VAYSSIÈRE (1881) behauptet, daß er bei einer jungen Cloeopsis in diesem letzten Segment Oeffnungen gefunden habe, was von großer Wichtigkeit sein würde. Denn es würde damit die Auffassung, daß die betreffenden Klappen aus den Lippen von Ostien hervorgegangen sind, eine Stütze erfahren.

Unter den Ostienpaaren zeichnet sich das im vorletzten Abdominalsegment gelegene letzte dadurch aus, daß die die Oeffnung umfassenden Falten quergestellt sind, während sie bei allen übrigen Ostienpaaren eine schräg von hinten nach vorn gerichtete Anordnung besitzen (Textfig. 13). Die Anordnung der Ostien und hinteren Klappen in verschiedenen Richtungen wird leicht verständlich, wenn wir uns vorstellen, daß das Blut, welches durch die hinteren Ostienpaare in das Herz eingetreten ist, sich in zwei entgegengesetzte Ströme teilen muß: einen das Herz von hinten nach vorn

durchfließenden Strom und einen von vorn nach hinten gerichteten und in die Schwanzgefäße übertretenden Strom. Man wird den Mechanismus noch besser verstehen, wenn man die Struktur der Ostien und hinteren Klappen studiert.

An den Ostien des letzten Paares sind die vorderen Lippen beweglich, die hinteren dagegen unbeweglich, die oberen Ränder der letzteren sind durch eine Querkommissur verbunden (Textfig. 14 *H*, 15, 16).

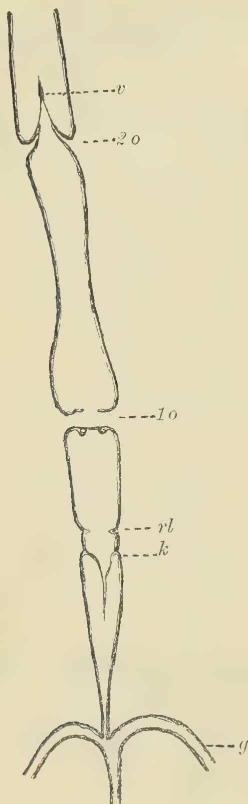






Fig. 14.

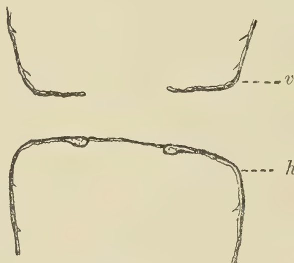


Fig. 15.

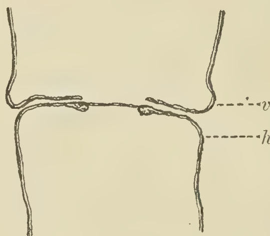


Fig. 13.

Fig. 16.

Fig. 13. Hinterer Herzabschnitt der Larve von Cloë dipterum (am lebenden Tier gesehen). *v* Verdickung der vorderen Lippen, *2 o* 2. Lateralostienpaar, *1 o* 1. Lateralostienpaar, *rl* rückgebildete Lippen, *k* Klappen, *g* Schwanzgefäße.

Fig. 14. Optischer Schnitt in der Gegend der Lippen des 1. Lateralostienpaares der Larve von Cloë dipterum. *V* vordere Lippen, *H* hintere Lippen, *q* Querkommissur, *lu* Lumen des Herzens, *l* Lippe.

Fig. 15. Das 1. Lateralostienpaar des Herzens der Larve von Cloë dipterum. Diastole. *v* vordere Lippen, *h* hintere Lippen.

Fig. 16. Dasselbe. Systole.

Während der Diastole (Textfig. 15) entfernen sich die vorderen Lippen von den hinteren, und infolgedessen bieten die Ostien dem Blute eine große Oeffnung.

Während der Systole (Textfig. 16) berühren die vorderen Lippen die hinteren, so daß jede Verbindung zwischen dem Herzen und Pericardialraum vollständig verhindert ist.

Die übrigen Ostien (Textfig. 13) sind ebenfalls von vorderen und hinteren Lippen eingefaßt, diese aber zeigen ein entgegengesetztes Verhalten, d. h. die hinteren Lippen sind beweglich, während die vorderen der dorsalen Wand des Herzens fest anliegen, diese bilden Klappen von identischer Struktur und Funktion mit den Klappen, welche wir bei Chironomus dorsalis getroffen haben.

Das Blut dringt vom Pericardialraum in das Herz durch die Oeffnungen, welche sich zwischen den Lippen befinden. Während der Systole schließen sich die Oeffnungen durch Berührung der Lippen. Vermöge der Kontraktion der Herzwände und der Richtung der Lippen strömt das Blut vom hinteren Abschnitt nach dem vorderen. Da die vorderen Lippen sich nun unvollkommen berühren, verhindern sie nicht, daß ein Teil des Blutes, welches nach vorn eingeströmt ist, zurücktritt. Graber (1872 b) hat dieselbe Beobachtung bei Ephemera gemacht: „Völlig gleiche Einrichtungen der Ostien wie bei der Chironomuslarve findet man bei den Larven der Ephemera, besondere Interventricularklappen sind indes hier nicht entwickelt und können wohl auch insofern überflüssig werden, als schon durch die sich fast berührenden Einstülpungen der Ostien ein genügender Verschluß bewirkt wird, der, wie Beobachtungen an lebenden Herzen zeigen, allerdings nicht hindert, daß bei der Systole ein nicht unbeträchtlicher Teil des von der hinteren Kammer und durch die Ostien aufgesaugten Blutes wieder in die erstere zurücktritt.“

Die Klappen (Textfig. 13*k*), welche sich im letzten Segment befinden, haben im Prinzip dieselbe Struktur und Funktion wie die vorderen oben beschriebenen Lippen, nur besitzen sie eine entgegengesetzte Anordnung; während diese von hinten nach vorn gerichtet sind, sind die hinteren Klappen von vorn nach hinten gerichtet.

Sie haben eine solche Anordnung, um den Rücktritt des Blutes, welches in die Schwanzgefäße eingetreten ist, zu verhindern.

Neben diesen Klappen habe ich mit Immersion zwei nach innen vorspringende Lateralfalten (Textfig. 13*rl*) der Herzwände beobachtet. Ich betrachte diese Falten als Rudimente von beweg-

lichen Lippen eines Ostienpaares, während die Klappen die unbeweglichen Lippen dieses Ostienpaares wären. Diese Auffassung erhält eine wesentliche Unterstützung durch die Beobachtungen, welche ich über die Funktionsweise der Klappen gemacht habe.

Stets zeigt das Herz an den Stellen, wo die Ostien liegen, während der Kontraktion eine Einschnürung, welche die durch die Kontraktion geschlossene Oeffnung markiert. Genau dieselbe Einschnürung gewinnt das Herz in der Gegend der in Rede stehenden Klappen; nur die Beobachtung, daß während der Diastole keine Oeffnung sich bemerkbar macht, zeigt, daß die Herzwand hier nicht durchgängig ist. Es wäre denkbar, daß die Aehnlichkeit der Klappenregion mit den Ostialregionen während der Systole Vayssière veranlaßt hat, eine Oeffnung anzunehmen.

Der Herzabschnitt, welcher sich hinter den Klappen befindet, liefert das Blut für die Schwanzgefäße. Er vollführt Kontraktionen in querer und longitudinaler Richtung; diese Kontraktionen sind manchmal so kräftig, daß die Herzwände sich stark runzeln und sogar berühren.

Man erklärt die große Heftigkeit der Kontraktionen durch die Tatsache, daß der Blutstrom einen starken Widerstand überwinden muß, der durch das enge Lumen der Schwanzgefäße verursacht wird.

Vergleichen wir die Ergebnisse der Untersuchungen an Ephemeriden- und Chironomidenlarven, so sehen wir eine Aehnlichkeit hinsichtlich der Histologie und Physiologie zwischen den Lippen der Ostien und den Klappen; vom morphologischen Standpunkte aus können sie also aufeinander zurückgeführt werden: die Klappen von Chironomus dorsalis und Chironomus sp. II sind mit den vorderen feststehenden Lippen und den hinteren Klappen von Cloë identisch.

Zimmermann (1880) fand in dem Mesothorakalsegment der Larve von Cloë, daß dem Herzen an der Dorsalwand eine Blase aufsitzt. Nach meinen Beobachtungen ist diese Blase nicht dauernd vorhanden. Sie ist eine Erweiterung der Herzwände und verursacht durch den großen Blutandrang in diesem Herzabschnitt.

Ich habe dieselbe Tatsache bei jungen Individuen von Blatta germanica beobachtet, wo man im Verlauf des Herzens an mehreren Stellen blasige Anschwellungen antrifft, welche kommen und wieder verschwinden.

Wirkliche Erweiterungen sind bis jetzt nur an der Aorta von Danais, Vanessa (Burgess 1881), bei einer Reihe von Rhopaloceren

(Scudder) und bei großen Bombyx (Selvatico 1887) gefunden worden.

Betrachten wir nun die Schwanzgefäße etwas näher. Sie beginnen am Ende des Herzens und sind an den Wänden der Schwanzborstenhöhlen festgewachsen, und zwar ist das Gefäß der mittleren Schwanzborste an der Dorsalwand, die Gefäße der seitlichen Schwanzborsten an den Ventralwänden befestigt (Taf. XXVIII, Fig. B).

Am lebenden Tier in ihrem Verlauf beobachtet (Textfig. 17), weisen die Wände der Schwanzgefäße kleine Knötchen auf, welche auf die in die Herzwand eingelagerten Kerne zurückzuführen sind, und welche nach innen und nach außen vorspringen.

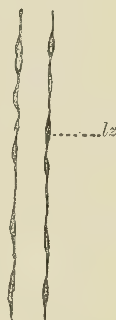


Fig. 17. Schwanzgefäß der Larve von Cloë dipterum, nach dem Leben gezeichnet. *lz* Lateralzellen.

In unregelmäßigen Abständen zeigen die Schwanzgefäße seitliche Oeffnungen, durch welche man Blutkörperchen austreten sieht, welche vom Herzen kommen. Außerdem öffnen sich die Gefäße an ihren Hinterenden in die Borstenhöhlen, und hier sieht man Anhäufungen von Blutkörperchen, welche aus den Gefäßen ausgetreten sind.

Zum genaueren Studium der Struktur der Schwanzgefäße habe ich Querschnitte durch die Schwanzborsten angefertigt. In Fig. B, Taf. XXVIII, sieht man unter der Chitinschicht der Borsten eine Epithelschicht, welche die Borstenhöhle begrenzt; in dieser Höhle sind ovale Blutkörperchen mit Kernen vorhanden. An den Höhlenwänden befestigt erblickt man den Querschnitt des Schwanzgefäßes, in welchem man zuweilen auch Blutkörperchen findet.

Da gegen die Basis der Borsten die Borstenhöhle der dorsalen Seite genähert ist, so entsteht an der Ventralseite ein leerer Raum zwischen dem Epithel und der Chitinschicht.

Im allgemeinen besitzt die Borstenhöhle auf Querschnitten eine runde Form, aber wir können auf derselben Schnittserie ovale und sogar biskuitartig eingeschnürte Formen antreffen.

Die Form der Gefäße ist auf Querschnitten manchmal rund, manchmal dorso-ventral abgeplattet. Die Lage der Kerne, welche sich an den Wänden der Gefäße befinden, kann in derselben Schnittserie wechseln; sie können lateral, latero-ventral, latero-dorsal, manchmal sogar dorso-ventral gelagert sein.

Vayssière (1881), behauptet in den Antennen von Cloë analoge

Gefäße wie in den Schwanzborsten gesehen zu haben. Auf meinen Schnitten durch die Antennen habe ich diese Gefäße nicht finden können. Es ist nur die Höhlung der Antennen vorhanden, welche an der Basis durch eine longitudinale Scheidewand in zwei Hälften geteilt ist. Die Cirkulation im Innern der Antenne ist komplizierter, als Vayssière beschrieben hat: „On ne peut bien constater leur présence (vaisseaux sanguins) que lorsque les larves de Cloéopsis diptera ou de Cloéon du Rhône sont bien vivantes, car on est alors guidé par le cheminement à leur intérieur des globules sanguins les uns après les autres, ils reviennent ensuite vers le corps en passant par la cavité générale des antennes.“

In Wirklichkeit strömt ein Teil des Blutes, welches in die Antenne eingetreten ist, bis an ihr Ende (wenn wir durch die Spitze der Antenne von Cloë schneiden, sehen wir das Blut ausströmen), ein anderer Teil des Blutes zirkuliert nur im Innern des Basalgliedes der Antenne, indem es auf der Innenseite der Antenne eintritt, um den freien Rand der Scheidewand umbiegt und auf der Außenseite zurückströmt. Im Innern des Körpers von Cloë strömt das Blut zwischen den Organen, wie bei allen Arthropoden, dennoch kann man einige sinusartige Räume nachweisen, unter denen die interessantesten diejenigen sind, welche durch die Fettgewebe abgegrenzt sind. Auf den Querschnitten finden wir zwei Sinus, einen dorsal um das Herz, den anderen ventral um das Nervensystem (Taf. XXVIII, Fig. C). Auf der Dorsalseite des Herzens bemerken wir eine subkutane Fettschicht, welche sich seitwärts in der Form eines Bogens ausbreitet, dessen zwei Enden sich auf den Verdauungskanal zu stützen scheinen. Der Raum, welcher sich im Innern dieses Bogens befindet, bildet den Dorsalsinus oder Pericardialsinus.

Auf der Ventralseite des Körpers sehen wir ebenfalls einen solchen Fettgewebebogen, dessen Enden sich nach oben richten und sich über der Ganglienkette zu vereinigen.

Der im innern einbegriffene Raum dieses Bogens bildet den Ventralsinus, indem man Anhäufungen von Blutkörperchen findet.

Die Anwesenheit eines Ventralsinus macht das Vorhandensein eines Ventraldiaphragma in dem Sinne Grabers (Ueber den pulsierenden Bauchsinus der Insekten, 1876) notwendig.

Auf den von mir angefertigten Schnitten habe ich dieses muskulöse Diaphragma gefunden, welches über die Ganglienkette gelagert ist und seitwärts an den Wänden des Körpers in einer Gegend befestigt ist, wo diese Wände Einbuchtungen bilden.

GRABER (1876) hat solche longitudinale Einbuchtungen der Körperoberfläche links und rechts von der Mittellinie verlaufend, bei Acridium gefunden: „An einen völlig ausgeweideten Plattbauch zeigt sich, und es ist dies auch durchaus nichts Neues, sondern eine auch anderen Kerfen zukommende Eigenschaft, daß die aufeinander folgenden Bauchplatten nach innen muldenartig ausgehöhlt sind, und in ihrer Gesamtheit eine Art minder tiefer Bauchrinne darstellen, die namentlich an Querschnitten deutlich zur Ansicht kommt.“

Das die Bauchrinne gegen den Rest der Leibeshöhle abschließende Diaphragma hat eine gewölbte Form, die Konvexität der Wölbung ist gegen den Verdauungskanal gerichtet (Taf. XXVIII, Fg. C). Es ist keine zusammenhängende Membran, sondern durch einzelne Bänder gebildet, und es ist sehr wahrscheinlich, daß diese Bänder durch Bindegewebe, wie GRABER es bei den Libellen gefunden hat, verbunden sind.

Die schwammigen Anhäufungen, welche VAYSSIÈRE (1881) an den Seiten der Ganglienkette gefunden hat und als pulsierende Organe vermutet, sind nichts anderes als Fettgewebe. Das Ventraldiaphagma der Insekten ist schon seit langer Zeit bekannt, aber die Naturforscher haben ihm eine passive Rolle zugeteilt, nämlich das Nervensystem zu schützen.

GRABER (1876) macht als erster auf seine wichtige Funktion für den Kreislauf aufmerksam. Er hat dasselbe hauptsächlich an Libellen untersucht.

In dem Zustand der Ruhe ist es, nach GRABER, gegen die Ventralseite hin gewölbt, und im tätigen Zustand (wenn seine Muskeln sich kontrahieren) ist es horizontal. Es ist klar, daß in letzterer Lage sich der Ventralsinus vergrößert und dann das Blut hineinströmt.

Aus diesen Beobachtungen schließt nun GRABER folgendes: „Wahrscheinlicherweise — und es ist dies einer genaueren Untersuchung wohl würdig — geht der Bauchsinus und im Einklang damit auch die Blutwelle von hinten her direkt in den Rückensinus über, so daß also beide Blutbehälter in ihrem gegenseitigen Anschluß eine Art Kreisbahn bildeten.“

Bei der Larve von Cloë dipterum ist während des Ruhezustandes das Ventraldiaphragma nach oben gewölbt (umgekehrte Lage, wie sie GRABER an Libellen gefunden hat). Alsdann nimmt das Diaphragma während des aktiven Zustandes eine horizontale

Lage ein, es wird auf das Blut des Ventralsinus drücken und einen von vorn nach hinten gerichteten Ventralstrom hervorrufen.

Das Blut, welches in dem Ventralsinus zirkuliert hat, bildet an dem hinteren Ende des Körpers zwei Lateralströme, welche in die hinteren Ostien eindringen, so daß die von GRABER vorausgesetzte Kreisbahn bei der Larve von Cloë deutlich — wenigstens im hinteren Teil des Körpers — besteht.

Der Kreislauf im Körper der Cloëlarve ist noch durch die Verschiebung der Organe und durch die Bewegungen des Rectums unterstützt. Bekanntlich hat bei der Larve von Cloë der Enddarm respiratorische Funktion und vollführt rhythmische Bewegungen.

Durch diese Bewegungen entsteht in dieser Gegend negativer Druck, das Blut muß dorthin fließen, und in der Tat sehen wir in dieser Gegend eine Strömung, welche sich gegen den hinteren Abschnitt des Herzens richtet. Wir finden die Meinung, daß die Verschiebung der Organe die Cirkulation unterstützt, auch von anderen Autoren verteidigt.

So sagt DUFOUR (1852) in seiner Arbeit über die Libellenlarven: „Toutes ces impulsions étaient à mon avis et je le répète avec une entière conviction, déterminées et par les mouvements contractiles soit du canal digestif, soit du vaisseau dorsal et par les déplacements viscéraux que détermine l'acte respiratoire et par l'action musculaire locomotive et par les changements du niveau du corps."

MIALL und DENNY (1886) in ihrer Untersuchung über Periplaneta sagen: „Die Blutbewegung wird teils von letzterem (Herz) selber, teils von den Abdominalmuskeln besorgt."

WANDOLLECK endlich sagt in seiner Arbeit über die cycloraphen Dipteren: „Wahrscheinlich wird das Blut hauptsächlich durch die Bewegungen des Schlundkopfes in das Gefäß gepreßt."

B. Physiologie.

In physiologischer Beziehung habe ich Beobachtungen über die bereits im morphologischen Teil dieser Arbeit erwähnten Larven gemacht. Außerdem untersuchte ich noch Melolontha vulgaris, Cybister Roeselii, Dytiscus marginalis, Hydrophilus piceus, Periplaneta orientalis, Locusta sp., Gryllus campestris und junge Individuen von Blatta germanica.

Zum besseren Verständnis des Folgenden muß ich mit kurzen Worten die allgemeine Struktur des Insektenherzens schildern. Nach Bergh (1902) besteht das Insektenherz aus zwei Reihen halbringförmiger, symmetrisch angeordneter muskulöser Zellen, welche dorsal und ventral verbunden sind.

Nach außen hin kann diese Muskelschicht durch eine Bindegewebschicht — die Adventitia — umhüllt sein. Die Adventitia weist, nach Graber (1872a), eine elastische Struktur auf: „Bei der Mehrzahl der Heuschrecken und Käfer, bei gewissen Apiden ganz sicher, ist die Adventitia vorzugsweise aus elastischen, ein gröberes oder feineres Maschenwerk darstellenden Balken und Fasern zusammengesetzt.“

Bei den Larven von Chironomus sp. I und Tanypus sp. sieht man im normalen Zustand, daß die Herzkontraktionen schnell sind und jeder Schlag in der ganzen Länge des Herzens nur eine einzige Welle zu erzeugen scheint. Wenn das Tier ermüdet, verlangsamen sich die Kontraktionen, und wir unterscheiden deutlich zwei Phasen in der Kontraktion: 1) die Kontraktion der Pelotengegend; 2) die Kontraktion der Ostiengegend; sie sind peristaltisch und vollziehen sich in der Richtung von hinten nach vorn,

In der Gegend der Peloten sind die Kontraktionen am stärksten (Maximum); hier berühren sich die Herzwände, und äußerlich entstehen sehr deutliche Einschnürungen des Herzens.

Bei jungen Individuen von Blatta germancia kann man am lebenden Tier beobachten, daß sich die Gegenden zwischen den Ostienpaaren stärker kontrahieren, so daß während der Systole in der Herzwand in jedem Segment eine ringförmige Einschnürung entsteht, welche der Gegend der Peloten von Chironomus entspricht. Endlich ergeben ausführliche Beobachtungen über die Kontraktionen des Herzens von Cybister Roeselii dasselbe Resultat. Schneiden wir das lebende Tier ventral auf und entfernen die Eingeweide, so können wir die Herzschläge beobachten.

Der Gebrauch der physiologischen Kochsalzlösung erlaubt uns, die Beobachtungen längere Zeit fortzusetzen.

Zwischen den Ostienpaaren sind Stellen, in denen während der Systole die Herzwände sich berühren und äußerlich Einschnürungen entstehen; es sind die Gegenden maximaler Kontraktion, entsprechend der Pelotenregion von Chironomus sp. I und Tanypus sp.

Aber das Herz bildet nur einen Teil des Cirkulationssystems der Insekten, in der letzten Zeit wurden zwei Organe als aktiv

teilnehmend am Kreislauf gefunden: das Ventraldiaphragma und das Pericardialseptum.

Wir haben schon die Funktion des Ventraldiaphragmas bei den Libellen nach Graber und bei Cloëlarven nach meinen eigenen Untersuchungen beschrieben. Ich werde im folgenden einige Schilderungen über das Pericardialseptum geben.

Das Pericardialseptum.

Bei vielen Insekten findet man unter dem Herzen eine nach der Dorsalseite des Tieres gewölbte Membran, welche von den Lateralwänden der Körpersegmente ihren Ursprung nimmt, das Pericardialseptum.

Auf der oberen Seite dieser Membran erstrecken sich die Fächermuskeln, welche an der Körperwand entspringen und sich unter dem Herzen vereinigen.

Zwischen dem Pericardialseptum und dem Rücken des Tieres entsteht ein Raum um das Herz, welcher analog wie bei Crustaceen Pericardialraum heißt.

Graber kommt in seiner wichtigen Arbeit über den propulsatorischen Apparat der Insekten (1872 b) zu dem Resultat, daß eine direkte Verbindung zwischen Herz und Pericardialseptum nicht existiert, aber sie ist indirekt durch feine Fibrillen verursacht, welche sich von der Oberfläche des Septums zum Herzen erstrecken.

Er findet, als erster, daß diese Fibrillen elastischer Natur sind; sie endigen in der Adventitia des Herzens.

Graber beschreibt auch die Funktion des Pericardialseptums. Nach ihm ist es eine notwendige Konsequenz der Kontraktion der Fächermuskeln, daß das Septum eine horizontale Lage einnehmen und demgemäß auf die unteren Organe drücken wird. Die unmittelbare Folge dieses Druckes ist, daß das Blut, welches sich zwischen den unteren Organen befindet, in den Pericardialraum hineingepreßt wird und dann in das Herz eintritt.

Graber ist gegen die Meinung der früheren Autoren, welche glaubten, daß die Fächermuskeln an der Diastole des Herzens teilnehmen, indem sie dasselbe ausdehnen und außerdem als Fixationsapparat des Herzens dienen.

Grabers Auffassung ist von mehreren Forschern bekämpft worden.

Ich will von denselben nur Vosseler (1891) zitieren, welcher in seinen Untersuchungen über die Arthropodenmuskeln auch die

Fächermuskeln der Insekten berücksichtigt. Er sagt: „Den Fächermuskeln kommt mindestens eine dreifache Aufgabe zu. Sie dienen der Erweiterung des Herzens, zur Beförderung der Atmung in dem Pericardialraum und zur rascheren Ernährung der Pericardialzellen. Sehr unwesentlich ist jedenfalls ihre Tätigkeit beim Transport des Blutes aus dem Eingeweideraum in den Pericardialraum.“

Außerdem betrachtet Vosseler die feinen Fibrillen — welche sich vom Pericardialseptum zum Herzen erstrecken — als Muskelfibrillen, welche an der während der Diastole sich vollziehenden Erweiterung des Herzens beteiligt sind.

Meine Untersuchungen über diese Fibrillen bestätigen die Ansichten Grabers.

Ich habe das Pericardialseptum verschiedener Insekten und besonders dasjenige von Periplaneta mit Kalilauge behandelt und dann destilliertes Wasser hinzugefügt. Die Muskeln lösen sich bei diesem Verfahren und verschwinden, es bleibt auf dem Objektträger nur ein Fibrillennetz.

Die verschiedenen Kalilaugelösungen (35-proz., 18-proz., 9-proz.) haben mir genauere Ergebnisse geliefert; das Fibrillennetz tritt um so deutlicher hervor, je schwächer die Lösung ist.

Aus dieser Reaktion ergibt sich ohne weiteres, daß die Fibrillen nicht muskulös sein können. Im ersten Augenblick glaubte ich es mit Tracheen zu tun zu haben, aber sie unterscheiden sich gründlich von diesen durch ihr Aussehen, und außerdem habe ich die Verzweigungen der Tracheen verfolgen können, welche gar nichts mit den Fibrillen zu tun haben.

Es bleibt somit nur die Erklärung übrig, daß die Fibrillen elastischer Natur sind, wie es Graber glaubt.

Ich habe diese Meinung weiterhin sichergestellt, indem ich meine Präparate mit Orcein färbte, welches bekanntlich zum Nachweis elastischer Fasern benutzt wird. Durch diese Farbe erhalten die Fibrillen (Taf. XXVIII, Fig. D) eine dunkle Tinktion, und die Netze werden außerordentlich klar. In diesen Netzen unterscheiden wir bei Periplaneta orientalis elastische Fibrillen, welche an der Oberfläche der Fächermuskeln verlaufen, und andere Fibrillen zwischen den Muskelfasern. Alle diese Fibrillen sind untereinander verbunden, so daß Netze entstehen. Die Maschen der Netze sind größer gegen den lateralen Teil des Pericardialseptums und werden, je mehr sie sich dem Herzen nähern, desto zahlreicher und kleiner. Die Netze gehen in die Adventitia über, welche auch aus elastischen, netzartig verschlungenen Fibrillen zusammengesetzt ist.

Entgegen der Meinung Grabers (welcher sagt, daß diese Fibrillen von der Oberfläche der Muskelfasern ausgehen) finde ich, daß die elastischen Fibrillen von der Körperwand ausgehen.

Ich habe dieselben elastischen Netze in dem Pericardialseptum von Locusta und Gryllus campestris gefunden.

Bei den Larven von Chironomus dorsalis (Taf. XXVIII, Fig. A) finden wir feine Fibrillen, welche vom Rande der Körpersegmente ausgehen und an den Seiten der Herzwände sich anheften, nachdem sie sich mehrfach verzweigt haben.

Gegen das hintere Ende des Körpers zu, finden wir ebenfalls solche Fibrillen, welche sich von einer Seite der Segmente zur anderen erstrecken und dann ein Netz bilden, das mit dem Hinterende des Herzens in Verbindung steht.

Anscheinend sind diese Fibrillennetze von Chironomus elastischer Natur und identisch mit den Netzen, welche ich bei Orthopteren gefunden habe.

Bei der Larve von Chironomus sp. II (Taf. XXVIII, Fig. E) habe ich ebenfalls elastische Netze in Verbindung mit dem Netz der Adventitia gefunden.

Die elastischen Fibrillen spielen eine passive Rolle, nämlich die Erweiterung des Herzens während der Diastole nach allen Richtungen zu erleichtern.

Bei den Larven von Chironomus kann man diese Fibrillen wie elastische Fäden funktionieren sehen. Keinesfalls kann man ihnen während der Diastole eine aktive Rolle zuschreiben.

Bei den von mir untersuchten Larven sind die Fächermuskeln wenig entwickelt, so daß die Muskelelemente zwischen den elastischen Fibrillen nur in geringer Zahl anzutreffen sind.

Bei Chironomus sp. I gibt es am Hinterende des Herzens 2 nach hinten gerichtete Fächermuskeln, welche von den Grenzen zwischen den Segmenten 11 und 10 entspringen. Außerdem finden wir in jedem Segment feine dreieckige Muskelbündel, welche von den Seiten der Segmente entspringen und sich unter dem Herzen verlieren. Diese Bündel sind desto schwächer entwickelt, je mehr wir uns der Aorta nähern.

Wir finden dieselbe Anordnung der Muskelbündel bei der Larve von Tanypus sp., aber hier entspringen die Muskeln an den Tracheen.

Zu demselben Resultat kam Weismann (1864) an anderen Dipteren: „Sämtliche Flügelmuskeln, sieben an der Zahl auf jeder

Seite, sind nicht an der Körperwand, sondern an den Tracheenstämmen befestigt.“

Bei den Larven von Chironomus sp. II und Chironomus dorsalis (Taf. XXVIII, Fig. A) sind am hinteren Herzabschnitt einige Muskelbündel schräg nach hinten gerichtet, andere schräg nach vorn.

Außerdem findet man hier Muskelbündel auch am vorderen Herzabschnitt, welcher keine Kontraktionen mehr aufweist.

Bei der Larve von Cloë sind am hinteren Herzabschnitt die Muskeln schräg nach hinten, am vorderen schräg nach vorn gerichtet.

Alles, was ich hier über die Anordnung der Flügelmuskeln gesagt habe, läßt es ausgeschlossen erscheinen, daß sie die Diastole unterstützen sollten. Ich wiederholte das Experiment von Graber, die Flügelmuskeln bei verschiedenen Coleopteren (Cybister, Dytiscus, Melolontha, Hydrophilus) durchzuschneiden, und ich beobachtete, daß das Herz regelmäßig weiter pulsierte. Ich ging sogar noch weiter; bei einem Hydrophilus präparierte ich das Herz und Pericardialseptum aus dem Tier und legte es in physiologischer Kochsalzlösung auf einen Objektträger. Unter dem Mikroskop beobachtete ich lange Zeit die Herzschläge.

Die Diastole ist von den Fächermuskeln unabhängig. Wohl aber wäre es denkbar, daß die elastischen Fibrillen einen Zug ausüben und so die diastolische Erweiterung des Herzens verstärken.

Ich betrachte das Septum und die Fächermuskeln als Fixationsapparat des Herzens und als Stützapparat für die Pericardialzellen. — Außerdem teile ich die Ansicht Grabers, daß bei den Iusekten, deren Septum gut entwickelt ist, durch die Kontraktion der Fächermuskeln ein Teil des Blutes aus der Leibeshöhle in den Pericardialsinus eintritt. Die Bewegungen des Septums sind mit denen des Herzens synchronisch, im übrigen aber sind sie unabhängig voneinander. Ueber die feinere Struktur der Fächermuskeln habe ich histologische Untersuchungen angestellt, da dieselben aber noch nicht zum Abschluß gediehen sind, möchte ich über sie in einer späteren Arbeit berichten.

Zum Schluß meiner Darstellung vom Insektenherzen, möchte ich noch auseinandersetzen, in welcher Weise die Widersprüche in der Beurteilung des Baues des Insektenherzens, über die ich in der Einleitung referiert habe, sich historisch entwickelt haben.

Die ersten Naturforscher, welche sich mit dem Bau des Insektenherzens beschäftigt haben (Réaumur, Swammerdamm, Bonnet, de Geer etc.), glaubten, daß dasselbe ein geschlossenes

Gefäß sei. Als man dann später die Ostien entdeckte und sah, daß dieselben mehr oder weniger genau den Körpersegmenten entsprechen, kam man zur Auffassung, daß das Herz eine Röhre sei, die aus mehreren aufeinander folgenden Kammern sich zusammensetze. Diese Auffassung wird besonders von Strauss-Dürkheim (1828) in seiner Monographie von Melolontha vulgaris vertreten; derselbe läßt ganz richtig das Bild der Kammerung dadurch zu stande kommen, daß sich an der Grenze zweier Kammern die Ostien finden, deren Ränder sich in zwei in das Innere des Herzrohres vorspringende Falten ausziehen und so die Abgrenzung der Kammern bewirken. In ähnlicher Weise findet man bei allen älteren Autoren, desgleichen auch manchen neueren, wie Railliet, Altum u. s. w., die Ansicht vertreten, daß die Ostien oder, richtiger gesagt, die die Ostien einfassenden Falten oder Segelventile die Grenzen der Herzkammern bezeichnen.

In dieser Sachlage wurde eine Veränderung herbeigeführt durch die Arbeiten Grabers. Dieser fand, wie wir gesehen haben, bei den Larven von Chironomus plumosus einmal Herzostien, und zweitens Klappen, welche, ohne Oeffnungen einzufassen, in das Herz vorspringen und das Rückstauen des Blutes verhindern. Er bezeichnet sie im Gegensatz zu den inmitten einer Herzkammer gelegenen Ostialfalten als Interventricularklappen, d. h. Klappen, welche die Grenze zweier Kammern bezeichnen. Ein regelmäßiges Alternieren von Herzostien und Interventricularklappen kommt bei Chironomuslarven nicht vor. Gleichwohl nimmt Graber diese Tatsache an, indem er sagt: „Auf Grund dieser Tatsachen scheint es nicht ungerechtfertigt, die Metameren- bezw. Kammergrenzen des Herzrohres nicht in die Gegend der Spaltöffnungen, sondern zwischen dieselben zu verlegen. Dafür spricht auch das Verhalten bei manchen Insektenlarven (z. B. bei den Mücken), wo die sogenannten Interventrikularklappen, welche eine natürliche Grenze zwischen den Herzkammern vorstellen würden, in der Tat nicht mit den Ostien zusammenfallen, sondern genau in der Mitte zwischen je zwei aufeinander folgenden Ostien gelegen sind.“

Im weiteren Verfolgen dieser durch keine zwingenden Beobachtungen gestützten Verallgemeinerungen gelangte Graber zu einem Schema des Insektenherzens, welches er in seinem Leitfaden der Zoologie (1892) veröffentlichte. Dieses ein regelmäßiges Alternieren von Ostien und Interventricularklappen darstellende Schema fand Eingang in verschiedene Lehrbücher, ohne daß es an der Hand von Beobachtungen geprüft wurde. Ich kenne nur einen Autor,

welcher eine Herzform, wie sie Graber als Schema dargestellt hat, an einem bestimmten Objekt beobachtet haben will.

Es ist Kolbe, welcher eine Beschreibung und Zeichnung von Epitheca bimaculata gibt, und zwar in dem Sinne, daß hier Ostien und Interventricularklappen regelmäßig alternieren. Ohne das Objekt nachuntersucht zu haben, glaube ich doch mit Sicherheit behaupten zu können, daß die Angaben Kolbes unmöglich richtig sind. Ich glaube, daß Kolbe die Einschnürungen des Herzens zwischen zwei aufeinander folgenden Ostien für Interventricularklappen gehalten hat. Kolbes Angaben scheinen mir um so mehr zu Zweifeln zu berechtigen, als er vom Herzen derselben Art zwei Zeichnungen gibt, die miteinander nicht harmonieren. Bei der einen Zeichnung liegen die Klappen gegen die Mitte der Kammern zu, bei der zweiten, stärker vergrößerten Zeichnung dagegen liegen sie auf der Grenze zweier aufeinander folgenden Kammern.

Den Darstellungen Grabers und Kolbes gegenüber muß ich auf das bestimmteste behaupten, daß Interventricularklappen als besondere von den Ostialfalten differente Einrichtungen nicht existieren. Wo sog. Interventricularklappen bei Insekten vorkommen, wie bei den Larven von Chironomiden und Ephemeriden, sind sie Ostialfalten, die nach Verschluß der zugehörigen Oeffnungen übrig geblieben sind und nunmehr nur noch als Ventile wirken. In der Regel fehlen aber sog. Interventricularklappen ganz. Zwischen zwei aufeinander folgenden Ostien besitzt der Herzschlauch seine größte Kontraktilität, er kann daher hier eingeschnürt sein; es können hier auch die Muskelzellen „Muskelpeloten" als Knöpfe, die bei der Kontraktion zusammenschließen, vorhanden sein.

Aber zur Bildung von besonderen, die Herzkammern gegeneinander abgrenzenden Klappen kommt es nicht.

Das Rückstauen des Blutes wird ausschließlich durch das Zusammenschließen der Ostialfalten der linken und rechten Seite bewirkt und somit das Bild der Kammerung hervorgerufen. Aus dieser Darstellung erhellt, daß zwischen dem Herzen der Insekten und dem der Crustaceen nicht der prinzipielle Unterschied existiert, zu dessen Annahme man durch die übliche Darstellung geführt wird, daß das Insektenherz aus Kammern besteht, das Crustaceenherz dagegen eine Röhre darstellt. Der Unterschied ist vielmehr darauf zurückzuführen, daß die Ostialfalten bei Crustaceenherzen schwach entwickelt sind und nur wenig in das Herzlumen vorragen.

Schluß.

Die wichtigsten Resultate dieser Arbeit fasse ich in folgenden Sätzen zusammen:

1) Das Herz der Insekten ist nicht gekammert, sondern eine einheitliche Röhre, in welcher das Bild der Kammerung nur durch das Zusammenklappen der Ostialfalten vorgetäuscht wird.

2) Bei den Chironomidenlarven entwickeln sich die Ostien von hinten nach vorn durch Teilung der Lateralzellen des Herzens.

3) Die „Interventricularklappen" der Chironomiden entsprechen den vorderen Ostialfalten der Ephemeridenlarven.

4) Im Verlauf des Herzens finden sich Stellen, an denen die Kontraktion am stärksten ist und Einschnürungen erzeugt (Maxima der Kontraktion).

5) Die diastolischen Erweiterungen des Herzens sind nicht durch die Kontraktionen der Flügelmuskeln veranlaßt, obwohl beide Erscheinungen synchronisch verlaufen.

6) Die Fibrillen, welche an der Oberfläche des Pericardialseptums verlaufen, sind elastischer Natur.

7) Bei der Larve von Cloë habe ich die Existenz eines Ventraldiaphragmas bestätigen können.

Literatur.

Altum, B., 1881, Forstzoologie, 2. Aufl.

Boas, J. E. V., 1901, Lehrbuch der Zoologie.

Bergh, R. S., 1902, Beiträge zur vergleichenden Histologie. 3. Über die Gefäßwandung bei Arthropoden. Anat. Hefte, 1. Abt., Bd. XIX.

Burgess, E., 1881, Note on the aorta in Lepidopterous insects. Proced. Boston Soc. Nat., Vol. XXI.

Claus, C. 1891, Lehrbuch der Zoologie, 5. Aufl.

Dufour, L., 1852, Etudes anat. et physiol. et observations sur les larves des Libellules. Annal. Sc. nat., Sér. 3, Zoologie, T. XVII.

Fleischmamn, A., 1898, Lehrbuch der Zoologie.

Goette, A., 1902, Lehrbuch der Zoologie.

Graber, V., 1872 a, Vorläufiger Bericht über den propulsatorischen Apparat der Insekten. Sitz.-Ber. der K. Akad. der Wissensch. Wien, I. Abt., Bd. LXV.

— 1872 b, Ueber den propulsatorischen Apparat der Insekten. Arch. für mikroskop. Anat., Bd. IX.

— 1876, Ueber den pulsierenden Bauchsinus der Insekten. Arch. für mikroskop. Anat., Bd. XII.

— 1877, Die Insekten. Die Naturkräfte, Bd. XXI.

— 1892, Leitfaden der Zoologie, bearbeitet von Dr. V. Graber, nach dessen Tode besorgt von J. Mik, 2. Aufl.

Hatschek, B., und Cori, C. J., 1896, Elementarkurs der Zootomie in 15 Vorlesungen.

v. Hayek, G., 1881, Handbuch der Zoologie.

Henneguy, F., 1904, Les Insectes. Morphologie. Reproduction. Embryogénie.

Hertwig, R., 1903, Lehrbuch der Zoologie.

Huxley, Th., 1878, Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Tiere.

Jaworowski, A., 1879, Ueber die Entwickelung des Rückengefäßes und speziell der Muskulatur bei Chironomus und einigen anderen Insekten. Sitz.-Ber. der K. Akad. der Wiss. Wien, math. nat. Kl., Bd. LXXX, I. Abt.

Judeich, J. F., und Nitsche, H., 1895, Lehrbuch der mitteleuropäisch. Forstinsektenkunde. Als 8. Auflage von Dr. J. T. C. Ratzeburg.

Kennel, J., 1893, Lehrbuch der Zoologie.

Kolbe, H. J., 1893, Einführung in die Kenntnis der Insekten.

Miall, L. C., and Denny, A., 1886, The structure and life-history of the Cockroach (Periplaneta orientalis).

Pantel, J., 1898, Le Thrixion Halidayanum. Essai monographique sur les caractères extérieurs, la biologie et l'anatomie d'une larve parasite du groupe des Tachinaires. La Cellule, T. XV.

Perrier, E., Traité de Zoologie, Fascicule III.

Railliet, A., 1895, Traité de Zoologie médicale et agricole.

SCHNEIDER, A., Ueber die Anlage der Geschlechtsorgane und die Metamorphose des Herzens bei den Insekten. Z. Beiträge, herausgeg. von SCHNEIDER, Bd. I.

SELVATICO, S., 1887, Die Aorta im Brustkasten und im Kopfe des Schmetterlings von Bombyx mori. Zool. Anz., 10. Jahrg.

TASCHENBERG, E., 1879, Einführung in die Insektenkunde.

VAYSSIÈRE, A., 1881, Recherches sur l'organisation des larves des Ephémerines. Ann. Sc. nat., Zool., Sér. 6, T. XIII.

VOGT, C., et YUNG, E., 1889—1894, Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie.

VOSSELER, J., 1891, Untersuchung über glatte und unvollkommen quergestreifte Muskeln der Arthropoden.

WANDOLLECK, B., Zur Anatomie der cycloraphen Dipterenlarven. Abhandl. u. Ber. K. zool. u. anthrop. ethn. Mus. Dresden, Festschrift, No. 7.

WEISMANN, A., 1864, Die Entwickelung der Dipteren. Ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Insekten.

ZIMMERMANN, O., Ueber eine eigentümliche Bildung des Rückengefäßes bei einigen Ephemeridenlarven. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXXIV.

Tafelerklärung.

Tafel XXVIII.

Fig. A. Hinterer Körperteil der Larve von Chironomus dorsalis, nach dem Leben gezeichnet. *pz* Pericardialzellen, *k* Klappe, *lo* Lateralostien, *fm* Fächermuskel, *to* Terminalostien, *s* Segmente des Körpers, *en* elastisches Netz, *H* Herz.

Fig. B. Querschnitt durch die Schwanzborsten der Larve von Cloë dipterum. Sublimat. Hämatoxylineosin. Okular I, Obj. 8, Leitz (um die Hälfte verkleinert). *L* Lateralborste, *M* mittlere Borste, *g* Schwanzgefäß, *l* Leibeshöhle der Borste, *ch* Chitinschicht.

Fig. C. Querschnitt des Körpers der Larve von Cloë dipterum. Sublimat. Hämatoxylineosin. Okular I, Obj. 3, Leitz. *h* Herz, *ds* Dorsalsinus, *f* Fettgewebe, *d* Darm, *vd* Ventraldiaphragma, *sn* Ganglienkette, *vs* Ventralisinus.

Fig. D. Ein Teil des Pericardialseptums von Periplaneta orientalis. Färbung mit Orceïn. Okular I, Obj. 3, Leitz. *a* Adventitia des Herzens, *fm* Muskelfasern, *ef* elastische Fasern, *f* sehr feine elastische Fibrillen.

Fig. E. Der hintere Herzabschnitt der Larve von Chironomus sp. II, nach dem Leben gezeichnet. *k* Klappe, *pz* Pericardialzellen, *en* elastisches Netz, *lo* 1. Lateralostienpaar.

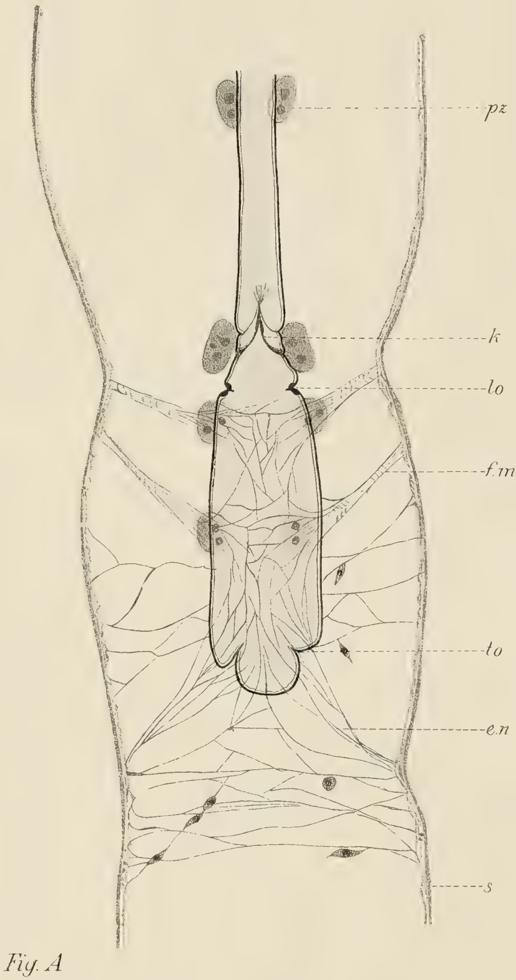
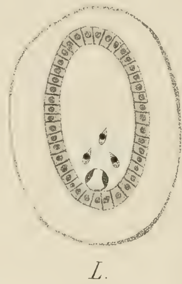
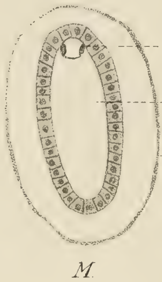


Fig. A



L.

Fig. B



M.

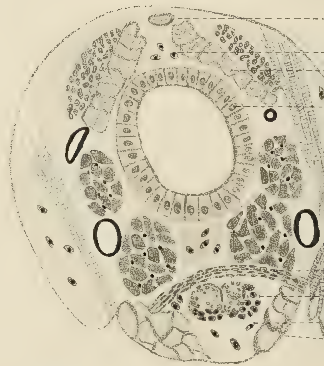
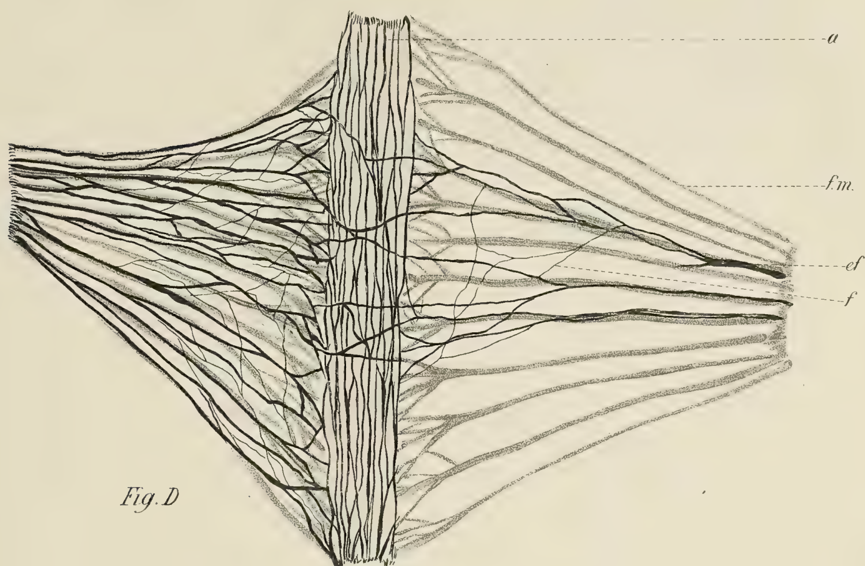
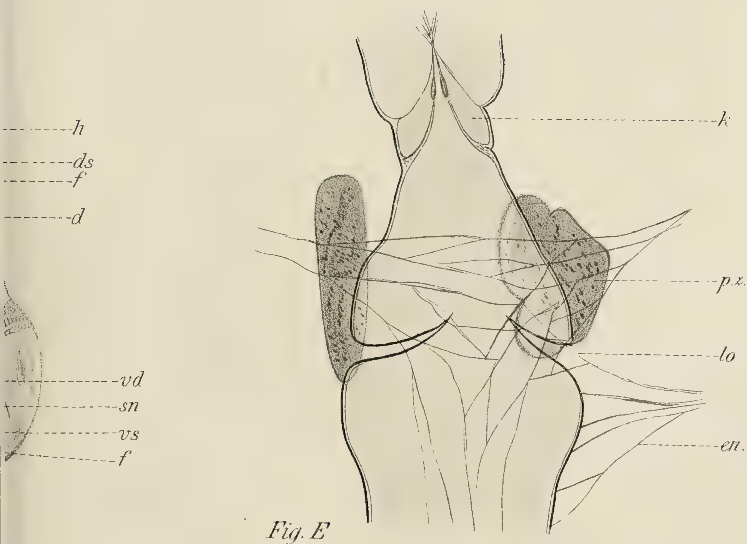


Fig. C





scher in Jena. Lithographie v. E. Schaal, Jena.

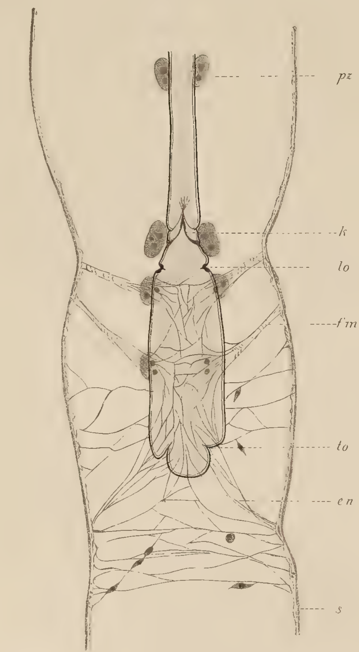


Fig. A

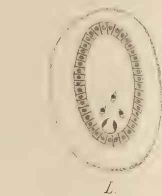


Fig. B

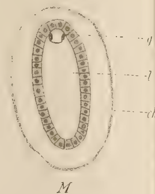




Fig. C

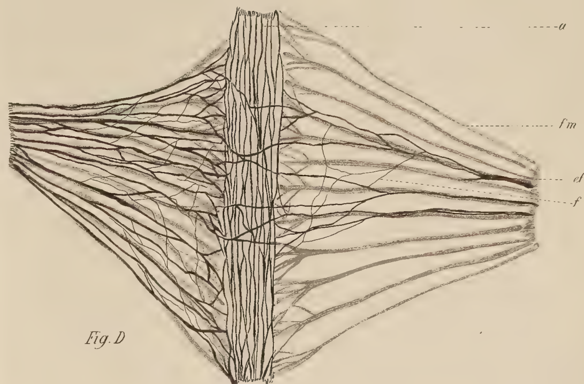


Fig. D

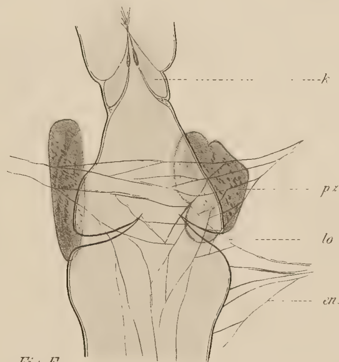


Fig. E

A. Popovici-Baznosanu del. Verlag von Gustav Fischer in Jena. Lithographie v. E. Schaal, Jena.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Breslau.)

Zur Anatomie, Histologie und funktionellen Gestaltung des Selachierauges.

Von

V. Franz.

Hierzu Tafel XXIX und 32 Figuren im Text.

Die im folgenden mitgeteilte Untersuchung wurde auf Anregung von Herrn Prof. Dr. Kükenthal unternommen. Sie bezweckte, nach Möglichkeit ein Gesamtbild des Selachierauges in Bezug auf seine anatomische, histologische und vor allem funktionelle Gestaltung zu entwerfen.

Das Untersuchungsmaterial stammte zum Teil aus dem zoologischen Institut und bestand wesentlich aus Tieren, die von Herrn Dr. F. Roemer, sowie aus Augen, die von Herrn Dr. C. Zimmer gesammelt waren. Viel wertvolles Material verdanke ich ferner der großen Güte des Herrn Prof. Dr. C. Cori in Triest, der alle meine Wünsche, die verschiedenen Fixierungen betreffend, in dankenswertester Weise erfüllte. Ihm sei hier nochmals mein verbindlichster Dank ausgesprochen. Einiges Material verdanke ich auch meinem inzwischen verstorbenen hochgeehrten Lehrer Prof. Dr. A. Schaper, sowie Herrn Dir. O. Nordgaard in Bergen.

Zur Bestimmung der Arten benutzte ich das klassische Werk von Johannes Müller und J. Henle (73).

Unter den Fixierungen erwiesen sich als die besten die von Dr. Zimmer angewandte in Alkohol-Formol-Eisessig, ferner vier Fixierungsflüssigkeiten, die ich vorschlug, nämlich Müller-Formol, Formol-Essigsäure, Kaliumbichromat-Essigsäure (Tellyesnitzkysche Flüssigkeit) und Zenkersche Flüssigkeit. Die enukleierten Bulbi wurden uneröffnet in die Flüssigkeiten eingelegt. Außerdem ließ ich mir Köpfe in Formol fixieren. Dabei litten zwar die zarten Augenhäute, aber die Form des Bulbus und seine Lagebeziehungen zum Kopfe mit seinen Teilen wurden gut konserviert.

Ueber die technischen und Präparationsmethoden gedenke ich mich, soweit nötig, in den einzelnen Abschnitten auszusprechen. Hier soll nur bemerkt werden, daß zur Einbettung nicht die bei Augenuntersuchungen gewöhnliche Celloidinmethode, sondern die

Paraffinmethode angewandt wurde. Dieselbe ermöglichte eine bei dem Erfordernis sehr zahlreicher Schnitte zum Zwecke mikrometrischer Messungen erwünschte Beschleunigung der technischen Arbeiten, und nur sie gestattete die Herstellung so feiner Schnitte, wie sie zum Studium der Retina erforderlich sind. Der Nachteil, der in den bei dünnen Paraffinschnitten durch hartes Materiäl (Knorpel, Linsensubstanz u. s. w.) oft unvermeidlichen Zerreißungen liegt, wurde durch die Menge der Schnitte aufgewogen. Die namentlich in der Retina leicht eintretenden Schrumpfungen wurden durch Verwendung des Zedernholzöles als Vormedium nach Möglichkeit vermieden.

Eine ausführliche Uebersicht über die Literatur des Selachierauges erübrigt sich an dieser Stelle. Das Wesentliche soll erst in den einzelnen späteren Abschnitten genannt werden. Denn mit Ausnahme der Darstellungen in den Arbeiten von Soemmering (94), Leydig (56, 57) und Berger (10) gibt es meines Wissens keine Arbeiten, die das gesamte Selachierauge behandelten, so reichhaltig auch die Literatur über einzelne Teile desselben ist.

Ich danke es außerordentlich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. W. Kükenthal, daß er mich auf die Behandlung eines so dankbaren Stoffes hingewiesen hat. Ihm danke ich manche wertvolle Anregung und manchen trefflichen Rat in Einzelheiten, vor allem aber den ständigen Hinweis auf die besonders in diesem Institut gepflegte biologische Forschungsweise, die Erforschung des Zusammenhanges zwischen Gestaltung und Funktion.

I. Spezieller Teil.

Inhalt.

A. Tagselachier.

In die Gruppe der Tagselachier rechne ich die Arten von Acanthias und Mustelus, die nach ihrem Verhalten in Aquarien Tagtiere sind, sowie die Arten von Carcharias, Centrina und Galeus, die sich durch den Bau ihrer Augen als zu den obigen hinzugehörig und als Tagtiere erweisen.

1. Acanthias acanthias (L.).

(Squalus acanthias L., Acanthias vulgaris Risso.)

Fig. 1 und 2.

Material: Ein Kopf eines 88 cm langen Tieres in Formol, davon ein Auge in Formol-Essigsäure, aus Triest.

Der Bulbus ist nur wenig elliptisch und hat etwa die Gestalt einer Halbkugel, seine Dimensionen sind 25,5 mm in horizontaler, 24 mm in vertikaler Richtung, seine Achsenlänge beträgt 20 mm, vom Hornhautscheitel bis zum tiefsten Punkte der Sclera gemessen. Die Hornhaut stellt, von vorne gesehen, eine wagrecht liegende Ellipse dar, die 19 mm lang und 14 mm hoch ist. Ihr Scheitel liegt 1,5 mm vor der Ebene des Cornearandes, diese 2,5 mm vor der Ebene des Aequators, d. h. vor der Ebene, die von allen parallel zum Hornhautrande gelegten den Bulbus im größten Umfang schneidet. Ein Sulcus corneae ist nur sehr schwach ausgeprägt.

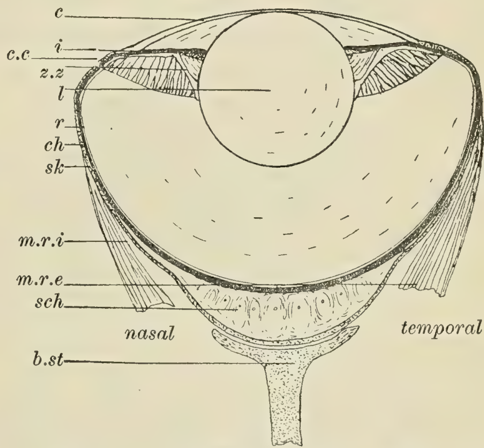


Fig. 1. Acanthias acanthias, Horizontalschnitt. 2 : 1. (Erläuterungen zu den Textfiguren siehe am Schluß des Textes.)

Die Conjunctiva corneae ist ein 14-schichtiges Epithel, die unterste Schicht besteht aus prismatischen, die folgenden aus polyedrischen, die obersten aus platten Zellen. In der 8-schichtigen Conjunctiva sclerae sind sehr viele Zellen zu Becherzellen umgewandelt. Ihre Propria enthält zahlreiche Gefäße, die nach außen durchscheinen und vorwiegend meridional verlaufen.

Die Cornea hängt am Rande dorsal 0,25 mm, ventral 2 mm, nasal 1 mm, temporal 0,5 mm mit der Iris zusammen und besteht in diesem Teile aus gewellten starken Bindegewebsfasern, zwischen denen auch Pigmentzellen liegen. Am dorsalen Rande befindet sich dicht vor dem Sclerarande ein der Cornea innen anliegendes Ringfaserbündel von 100 μ Stärke. Ventral durchziehen schiefe und zirkuläre Fasern die Randzone der Cornea, ebenso nasal und temporal. Als Fortsetzung der Cornea nach außen ist das Perichondrium des Scleraknorpels anzusehen, das sich nach dem Aequator des Bulbus hin bald verdünnt, auch setzen sich viele Fasern des Cornearandes in die feinen Fibrillen des Scleraknorpels fort, die hier, am Rande, leicht sichtbar, im übrigen ohne besondere Behandlung unsichtbar sind. Der durchsichtige lamellöse Teil der Cornea ist im vertikalen Meridian überall 100 μ dick, im horizontalen verdickt er sich nach dem Rande zu nasal auf 700 μ, temporal auf 550 μ. Die Zahl der Lamellen beträgt im allgemeinen etwa 14, nasal und temporal etwa 40. Sie sind durch Lagen deutlicher platter Zellen scharf voneinander getrennt, doch kann, wie auch LAUBER (53) beobachtet, durch Faserzüge, die sich von einer Lamelle zur folgenden begeben, häufig ein Faseraustausch zwischen den einzelnen Lamellen stattfinden. Die vorderste Lamelle läßt Faserung nicht erkennen, zeichnet sich aber durch besondere Stärke aus und bildet dadurch eine besondere vordere Basalmembran. Alle übrigen Lamellen sind regelmäßig abwechselnd dünner und dicker, sämtlich jedoch dünner als die vordere Basalmembran. Hinsichtlich eines regelmäßigen Abwechselns in der Richtung des Faserverlaufes stimme ich LAUBER bei, indem ich die dickeren Lamellen zirkulär, die dünneren radiär gefasert finde. Eine der DESCEMETschen Membran entsprechende Schicht fehlt. Die innere Fläche der Cornea bedeckt ein sehr hinfälliges, meist nicht erhaltenes, an einigen Stellen aber deutlich erkennbares Häutchen, dessen endothelialer oder überhaupt zelliger Charakter mir bei dieser Art wahrscheinlich, jedoch nicht sicher feststellbar war.

Die Sclera besteht aus dem Scleraknorpel, der außen nur von einem sehr dünnen Perichondrium überzogen ist, während das Perichondrium der inneren Fläche in eine innere Faserschicht der Sclera und diese in die äußerste Schicht der Chorioidea übergeht. Eine scharfe Grenze zwischen Scleraknorpel und Perichondrium gibt es nicht, sondern, während der hyaline Knorpel im Inneren mit rundlichen Zellen erfüllt ist, werden diese Zellen nach der

inneren und äußeren Fläche des Knorpels zu flacher und den Zellen des Perichondriums ähnlicher. Dann folgt ohne scharfe Abgrenzung eine äußerst dünne Schicht, in der solche Zellen zwischen im Knorpel befindlichen Fasern liegen, und diese Schicht geht in das Perichondrium, d. h. in dichter liegende Fasern ohne dazwischen befindliche Knorpelgrundsubstanz über. Der Sklerakuorpel ist am Aequator am dünnsten, seine Dicke beträgt hier im vertikalen Meridian dorsal und ventral 100 μ, im horizontalen nasal 100 μ, temporal 140 μ. Am Cornearande endigt er mit auf Querschnitten keulenförmiger Anschwellung, und zwar erreicht er dabei dorsal 360 μ, nasal 140 μ, temporal 180 μ Dicke, ventral endet er ohne Anschwellung 200 μ dick. Am Augengrunde ist der Scleraknorpel um die zentral gelegene, auf dem Horizontalschnitt als Vorwölbung erscheinende Gelenkplatte herum 240 bis 280 μ dick, zwischen Aequator und Augengrund nimmt er dorsal gleichmäßig zu, ventral erreicht er 280 μ Dicke, verdünnt sich weiter kranialwärts bis auf 240 μ, temporal erreicht er an der Rectusinsertion 350 μ und verdünnt sich wieder bis auf 210 μ, nasal zeigt er unregelmäßige Verdünnungen und Verdickungen, und einzelne kleine Knorpelhöcker der Sclera ragen in die Suprachorioidea hinein. An der Gelenkplatte ist der Scleraknorpel 350 μ dick. An die fast zentral gelegene, nur wenig ins vordere untere Drittel verschobene Eintrittsstelle des Sehnerven, ein elliptisches Loch im Knorpel von 3 mm Höhe und 5 mm Horizontaldurchmesser, tritt die Sclera dorsal mit 400 μ dicker knotiger Anschwellung, ventral ohne solche 400 μ dick heran, nasal mit knotiger, 500 μ dicker Anschwellung, temporal ohne solche 350 μ dick. Vielfach durchsetzen den Scleraknorpel die von LANGHANS (50) beschriebenen netzartigen Bindegewebssepten.

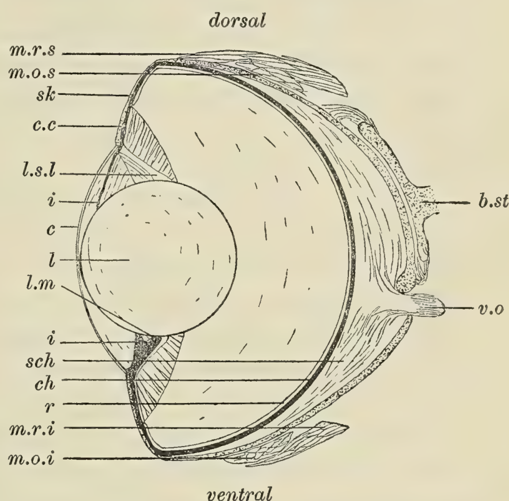


Fig. 2. Acanthias acanthias, Vertikalschnitt. 2:1.

Schräg von hinten tritt an das Auge ein am Cranium befestigter, im retrobulbären Gewebe befindlicher Knorpelstiel heran. Er ist 12 mm lang und infolge dorsiventraler Abplattung 3,5 mm breit und 0,8 mm dick. Nach dem Augengrunde zu wird er weniger abgeplattet, und am Bulbus endet er mit kreisrunder, 0,5 mm dicker Platte von 8 mm Durchmesser, mit 1 mm tiefer arthrodischer Gelenkhöhle. Nur in ihrem Zentrum berührt sich der Knorpel der Sclera mit dem der Bulbusstütze, beide sind jedoch noch von einer dünnen Bindegewebsschicht überzogen, die peripher an der Gelenkplatte des Knorpelstieles ziemlich dick ist. Dieses Bindegewebe schließt den Spaltraum, durch den Gelenkplatte und Sclera voneinander getrennt sind, ringsum ab, indem es vom Knorpelstiel zum Bulbus zieht und beide miteinander verbindet. Hinsichtlich der Bindegewebssepten und der Knorpel- und Perichondriumzellen gleicht die Bulbusstütze dem Scleraknorpel im allgemeinen, nur daß die Bindegewebssepten noch stärker in die Augen fallen. Die Gelenkplatte besteht jedoch nicht ausschließlich aus hyalinem Knorpel, sondern an ihrer Peripherie findet sich ein etwas verdickter, unregelmäßig breiter Ring von zellenreicherem, Fasern enthaltendem Knorpel. Die Fasern sind sehr dünn und netzförmig miteinander verflochten, so daß das Ganze dem elastischen Knorpel ähnlich sieht. Doch dokumentieren sich hier, wie überall im Selachierauge, die Fasern im Knorpel durch ihre Verwandtschaft zum Fuchsin im Van Gieson-Gemisch, sowie durch das Fehlen der Verwandtschaft zum Orceïn im Tänzer-Unna-Gemisch als kollagene, nicht elastische. Diese Art des Knorpels geht vielfach in den hyalinen Knorpel einerseits, sowie in das Bindegewebe andererseits allmählich über.

Die Chorioidea läßt eine Membrana suprachorioidea, eine Membrana vasculosa, das Tapetum lucidum und ein Endothel unterscheiden.

Die Suprachorioidea bildet ein im Augengrunde 2 mm dickes Polster, dem die Gefäßschicht aufliegt. Am Aequator fehlt diese Suprachorioidea vollkommen, indem sie vom Augengrunde zum Aequator hin ständig an Dicke abnimmt. Sie besteht aus dünnen Fasern und ist sehr zellenreich. Sie enthält natürlich die zur Vasculosa führenden und die von ihr kommenden Gefäße und den Sehnerven. In der Nähe des letzteren enthält sie viele starke, der bindegewebigen Scheide des Sehnerven entstammende Fasern von radiärem und zirkulärem Verlauf. Ihre äußerste, dem Scleraknorpel anliegende Schicht wurde wegen dichterer Lage der Fasern

schon als innere Faserschicht der Sclera besprochen; eine ähnliche Schicht dichter, tangentialer liegender Fasern grenzt wenigstens im Augengrunde die Suprachorioiden gegen die Gefäßschicht ab. Pigment enthält die Suprachorioidea nur weniges in Gestalt von flachen, gelappten oder verästelten Zellen, die ganz mit dunkelbraunen Körnchen erfüllt sind und namentlich die Gefäße begleiten. In diese Schicht ragen an einzelnen Stellen kleine, dem Scleraknorpel angehörige Knorpelfortsätze hinein. Stellenweise ist, was sich namentlich auf dem Horizontalschnitte zeigt, das Fasergewebe zu Faserzügen angeordnet, welche Räume, die nur mit wenigen, dünnen Fasern erfüllt sind, umschließen. In diesen Räumen liegt meist je eine Arterie. Die ganze Schicht haftet am Scleraknorpel fester als an der Gefäßschicht, die sich leicht von ihr abtrennen läßt, obwohl auch sie überall mit ihr in Verbindung steht.

Die Gefäßschicht der Chorioidea ist bis 300 μ dick. Sie ist sehr pigmentreich infolge dichter Anhäufung der durch Ausläufer miteinander in Verbindung stehenden, flächenartigen Pigmentzellen, die schon in der Suprachorioidea vorkamen, und enthält viele, vorwiegend vom Augengrunde aus meridional verlaufende Gefäße. Viele derselben, z. B. die Aeste der Arteria chorioideae, enthalten alle den Gefäßen zukommenden Schichten, viele aber haben nur eine Endothelwandung oder höchstens noch eine Adventitia, sind aber keine Kapillaren, da ihre Weite viel zu groß ist. Es sind vielmehr sicher Venen, da ich ihren Zusammenhang mit der ventralen Augenvene nachwies. Ihre Weite wechselt etwa zwischen 15 und 110 μ Dicke, und ebenso stark wechselt die Weite der Arterien. In der Vasculosa sind die Gefäße ebenso wie in der Suprachorioidea von Pigmentzellen begleitet.

Von der ventralen Augenvene wurde nachgewiesen, daß sie die Sclera mit schiefer Durchbohrung durchsetzt.

Das Tapetum lucidum erscheint makroskopisch als aus äußerst kleinen, silbernen Punkten bestehend, die zwischen sich ebenso feine, mit schwarzem Pigment erfüllte Zwischenräume lassen. Es ist überall im Bereich der Pars optica retinae gleich stark entwickelt. Auf Querschnitten fällt, namentlich in der Aequatorgegend, vor allem das Pigment auf, es ist zu sehr dicht stehenden, säulenförmigen Zügen geordnet, die im Winkel gegen die Retina stehen. Diese 20 μ hohen Pigmentzüge sind nichts anderes als Zellfortsätze einer Schicht von außerhalb von ihnen liegenden tangential liegenden Pigmentzellen. Die Zwischenräume zwischen den Pigmentzügen erscheinen homogen und nehmen Farbstoffe

nicht an, und in ihnen befinden sich graue, nicht färbbare, wahrscheinlich aus kleinsten Kristallen oder aus Resten solcher bestehende Massen. Nach innen ist das Tapetum mit einer Schicht sehr flacher Zellen, einem Endothel, bekleidet. Dieses, bei Van Gieson-Färbung gelb erscheinende Häutchen trägt an seiner Innenseite eine äußerst feine, rot färbbare kutikulare Haut. Stellenweise treten kleinere, 15—30 μ dicke Blutgefäße, die nur Endothelwandung besitzen, durch das Tapetum bis an die eben beschriebene Zellenschicht. Auf geeigneten Schnitten verbreitert sich der Durchschnitt des Gefäßlumens an der Innenfläche des Tapetums T-förmig. Ihre nur aus Endothel bestehende Gefäßwandung setzt sich dann in jene Zellenschicht fort.

Das Corpus ciliare, ein 2—3 mm breiter, der Grenze von Sclera und Cornea anliegender Gürtel, der zum Teil auf der Unterseite der Iris liegt, zeigt sehr feine, äußerst niedrige Falten, die bei ihrem Verlauf von außen nach innen sich teils miteinander vereinigen, teils auch verstreichen. Einige setzen sich, noch viel mehr verfeinert, auf die Unterseite der Iris fort. Auf Schnitten sieht man, daß es aus einer der Sclera und in viel größerer Dicke der Cornea anliegenden Schicht aus Bindegewebe und einer dem Retinaepithel anliegenden Gefäßschicht besteht. Die Bindegewebsschicht gleicht dem Stroma der Iris völlig und kann nicht auf Grund besonderer histologischer Differenzierung, sondern nur deshalb, weil sie an der Cornea fester haftet als die Chorioidea an der Sclera, dem Ligamentum pectinatum verglichen und mit dem üblichen Namen Ligamentum annulare belegt werden. Die Gefäßschicht besteht aus meridional verlaufenden Gefäßen, die durchschnittlich 50 μ dick sind, nur ein Endothel als Wandung besitzen und durch weniges Bindegewebe voneinander getrennt werden. Von den beiden Blättern des Retinaepithels ist das äußere stark pigmentiert, das innere pigmentfrei. Beide bestehen aus kubischen Zellen. Das Pigment besteht aus schwarzen Körnern.

Ein homogenes, 100 μ dickes Häutchen bedeckt die Falten des Corpus ciliare innen und begiebt sich als eine Art Zonula Zinnii vom pupillaren Rande des Corpus ciliare als Linsenbefestigung zum Linsenäquator.

Ein besonderes „Ligamentum suspensorium lentis" wird dadurch gebildet, daß dieses Häutchen dorsal auf eine Strecke, die etwa $^1/_3$ bis $^1/_4$ des ganzen Umfanges des Corpus ciliare beträgt, verstärkt ist und mit dem Epithel so fest zusammenhängt, daß beim Abreißen des Häutchens Epithelreste mitabreißen.

Die Iris ist vorn zum kleinsten Teil silberglänzend, überwiegend aber schwärzlich. Sie ist bei erweiterter Pupille dorsal 5 mm, ventral 2 mm, nasal und temporal 5,5 mm breit, die Pupille dabei kreisrund, ihr Durchmesser 7 mm. Bei verengerter Pupille finde ich die Iris dorsal 7 mm, ventral wie vorher 2 mm, nasal und temporal 7 mm breit, wobei die Pupille entsprechend verkleinert ist und etwa eine senkrecht stehende Ellipse darstellt. Die Dicke der Iris beträgt im Durchschnitt 300 μ. Ihre Vorderfläche bedeckt ein einschichtiges Plattenepithel, auf dieses folgt das Stroma iridis, ein dichtes, filziges Bindegewebe mit eingestreuten Gefäßen und Pigmentzellen. Die Pigmentzellen sind von zweierlei Art: große, klumpenförmige, mit kurzen Ausläufern, und solche, die denen der Chorioidea gleichen. Die ersteren treten nur sehr vereinzelt und stets dem vorderen Irisepithel anliegend auf; die letzteren treten zu flächenartigen Anhäufungen zusammen, jedoch ohne große Regelmäßigkeit. Will man verschiedene Schichten unterscheiden, so findet man eine besonders dichte Anhäufung nahe der inneren Fläche am Pigmentepithel und eine andere, die wohl zur Argentea gehört, nahe der Vorderfläche. Den Silberglanz der vorderen Irisfläche hervorrufende Kristalle finde ich nicht, wahrscheinlich sind sie durch die Fixierung zerstört.

Das Pigmentepithel der Iris hat in dem, dem Corpus ciliare benachbarten Bezirk noch denselben Charakter wie dasjenige des Corpus ciliare, weiter pupillarwärts nehmen die Zellen des Innenblattes Pigment auf, und die pigmentierten Zellen werden zu pigmentierten, glatten Muskelfasern. Solche bedecken, in radiärer Richtung verlaufend und einen Dilatator bildend, einen großen Teil der hinteren Irisfläche, am Pupillarrande aber findet sich ein wulstiger, aus zirkulären Fasern gleicher Art gebildeter Sphincter, welcher zum Teil den bindegewebigen Teil der Iris am Pupillarrande überragt und den von vorn mit bloßem Auge sichtbaren dünnen inneren schwarzen Rand der Iris hervorruft. In Taf. XXIX, Fig. 1 ist der Irisrand im Querschnitt nach Entpigmentierung dargestellt. Man sieht die Epithelzellen des inneren Retinablattes (*i.b.*), indifferente Zellen (?) (*i.Z.*), Sphincter- (*sph.*) und Dilatator-Zellen (*dil.*) des äußeren Blattes an der Unterseite der Pars mesoblastica iridis (*p.m.i.*). Fig. 2 zeigt etwa dasselbe, jedoch im Flächenschnitt durch die Iris und ohne Entpigmentierung (*p.r.* = Pupillarrand der Iris).

Der Linsenmuskel wird von einer kleinen Papille der Iris gestützt, die ventral an der Unterseite der Iris liegt, vom Pupillar-

rande bis zum inneren Rande des Corpus ciliare reicht und histologisch der Iris gleicht. Die Falten des Corpus ciliare erstrecken sich an dieser Stelle bis auf die Höhe der Papille. Die Muskelfasern entstammen wieder dem Pigmentepithel, aber hier werden nicht nur, wie bei der Irismuskulatur, die Zellen des äußeren, sondern auch die schwächer pigmentierten Zellen des inneren Blattes zu Muskelfasern umgebildet. Sie scheinen, nach Schnitten zu urteilen, an der nasalen und temporalen Seite der Papille herabzulaufen. Die am weitesten nach innen ragenden erreichen die Linsenkapsel. Ihre Verbindung mit derselben wird durch das schon als Zonula Zinnii besprochene homogene gelatinös erscheinende Häutchen vermittelt.

Die Linse ist wenig in der Richtung der Augenachse abgeplattet, fast kugelig. Ihre Achse mißt 9,5 mm, die darauf senkrecht stehenden Durchmesser 10,5 mm. Die Linsenkapsel ist 50 μ dick. Der vordere Linsenpol berührt den Hornhautscheitel.

Das Außenblatt der Netzhaut ist ein flaches, völlig unpigmentiertes, einschichtiges Epithel von nur 4 μ Höhe, soweit es der Pars optica retinae anliegt. Wo diese und zugleich mit ihr das Tapetum aufhören, von da ab sind die Zellen des Außenblattes stark pigmentführend.

Von lichtempfindlichen Elementen finden sich in der Retina nur Stäbchen. Ihre Außenglieder sind 35 μ lang, ihre Innenglieder 30 μ. Die dunkleren Außenglieder sind sehr hinfällig und biegen äußerst leicht um; der Uebergang ins Innenglied scheint mir sich ohne wesentliche Verdünnung des Außengliedes zu vollziehen. Die Innenglieder sind etwa cylindrisch, 4—6 μ dick, am Netzhautrande, wo sie weniger dicht stehen, etwas bauchig und daher dicker als im Augengrunde, wo sie eher etwas eingezogen sind. Ihr Protoplasma ist, soweit mir erkennbar, homogen. In ihrem dem Außenglied benachbarten Teil enthalten sie je eine Einlagerung von körnigem Protoplasma, die etwa die Form eines in der Richtung des Stäbchens gestreckten Ellipsoids hat. Die Schicht der Stäbchenkerne ist im Augengrunde vierschichtig und 30 μ dick, in der Netzhautperipherie zweischichtig und nur halb so dick. Ihre Zahl stimmt mit der der Stäbchen überein, und sehr häufig kann man den Uebergang des Stäbchens in das den Stäbchenkern enthaltende Stück verfolgen. Eine eigentliche Membrana limitans externa scheint mir nicht vorhanden zu sein, denn der dünne, dieselbe repräsentierende Strich findet sich nur innerhalb der Stäbchen und fehlt, wo diese postmortal etwas ausein-

andergewichen sind. Liegt der Stäbchenkern entfernt von der Membrana limitans externa, so ist meist das Uebergangsstück verdünnt. Aeußerst dünn ist die äußere retikuläre Schicht. Auf diese folgen nach innen 2 Schichten der sog. horizontalen Zellen, von denen die äußeren etwa 15 μ dick sind, während die inneren viel dünner sind und ihre Fortsätze vielfach zwischen die äußeren erstrecken. In den darauf folgenden Lagen der inneren Körnerschicht liegen auch die Kerne der radiären Stützfasern. Einige radiär gestellte Kerne finden sich auch zwischen den horizontalen Zellen. Die innere retikuläre Schicht ist 50 μ dick. Ebenso dick ist an der Eintrittsstelle der Sehnerven die Nervenfaserschicht, die sich nach der Peripherie naturgemäß ständig verdünnt. Die Ganglienzellen liegen zumeist in einer Schicht nach innen von der inneren retikulären Schicht, wenigere in der letzteren und der Nervenfaserschicht. Die verbreiterten Enden der radiären Stützfasern bilden eine dünne faserige Limitans interna.

Auf 1 mm^2 der Netzhaut entfallen im Augengrunde 30000 Stäbchen und 1500 Ganglienzellen, in der Netzhautperipherie 12000 Stäbchen und 700 Ganglienzellen.

Der Sehnerv durchläuft die Orbita gestreckt in 10 mm Länge, biegt aber vor dem Eintritt in die Sclera temporalwärts um, so daß er die Sclera schief durchbohrt. Er ist 1 mm, mit Sehnervenscheide 2,2 mm dick. Von der Scheide ragen dünne, pigmenthaltige Bindegewebssepten tief in ihn hinein. Die Sehnervenscheide besteht wesentlich aus Längsfasern, am und im Bulbus auch aus zirkulären, die, von Pigment begleitet, in die Suprachorioidea und Vasculosa der Chorioidea radiär ausstrahlen.

Die Augenmuskeln entspringen sämtlich am Cranium. Die Recti bilden einen aus dem temporalen Teile der Orbita kommenden Kegel, dessen Achse durch die knorpelige Bulbusstütze gebildet wird. Der Rectus externus ist der stärkste Muskel, er inseriert am Aequator, Rectus superior und inferior 4 mm hinter dem Aequator, Rectus internus 7 mm hinter ihm, d. h. mitten zwischen Aequator und Augengrund. Die schwächsten Muskeln sind die Obliqui; sie entspringen beide von einem Punkte nasal in der Orbita und inserieren 3 mm hinter dem Aequator, die Insertionen der betreffenden Recti halb verdeckend.

Der Bulbus hängt überall durch äußerst feine Fasern mit der ihn umgebenden Tenonschen Kapsel zusammen, ein vollkommener Spaltraum findet sich nur zwischen ihm und der Bulbusstütze.

Der Lidspalt ist 24 mm lang, 18 mm hoch, vorn gerundet,

hinten in eine Spitze ausgezogen. Er läßt die ganze Cornea und um diese herum ein ringförmiges, $1^1/_2$—2 mm breites Stück der Sclera hervortreten. Das Integument der Lider ist gleich dem des Kopfes grau und mit Hautzähnchen versehen. Als Hautfalten bestehen die Lider aus je zwei durch zartes Bindegewebe verbundenen Blättern, die präparatorisch leicht trennbar sind. In das äußere derselben strahlt ein temporal vom Auge entspringender, kräftiger Hautmuskel hinein, dessen Sehne sich gabelig teilt und je einen Teil der Fasern zum oberen und zum unteren Lide schickt. Er wird von Ruge (87) als Retractor palpebrae superioris bezeichnet.

Die Lage des Auges im Kopfe ist derartig, daß seine Achse horizontal und kaum merklich nach vorn gerichtet ist.

2. Acanthias blainvilli Risso.

Material: Tiere aus Rovigno, in Sublimat fixiert. Ein 19 cm langer, fast ausgetragener Embryo, in Formol konserviert.

Die Gestalt des ausgewachsenen Auges ist infolge starker Schrumpfung der Objekte schwer zu erkennen. Ein Bulbus eines 35,5 cm langen Tieres lieferte die Maße: Höhe 15 mm, Länge 17 mm, Achsenlänge 10 mm. Die Cornea ist, von vorn gesehen, elliptisch, 12,5 mm lang und 8,5 mm hoch, dabei gänzlich eingefallen.

Die durch Schrumpfung hervorgerufenen Faltungen der Sclera zeichnen sich durch große Regelmäßigkeit aus. Vor allem fällt stets eine große gegen das Innere vorspringende Falte der Sclera auf, die im Augengrunde einen etwa 10 mm langen und 6 mm hohen elliptischen, nur im dorsal-temporalen Teile nicht geschlossenen Ring bildet. Am stärksten ist sie in der unteren Augenhälfte entwickelt, hier stehen ihre Schenkel mindestens 1,5 mm auseinander und sind 2,5 mm hoch. Außer dieser Falte findet sich noch eine kurze meridionale Einknickung im ventralen äquatorialen Teil der Sclera. Dort, wo die elliptische Falte in größter Stärke auftritt, ist auch die Suprachorioidea bis auf Null reduziert. Durch dieses Verhalten und durch die Regelmäßigkeit, mit der die Falten auftreten, könnte man veranlaßt werden, darin einen natürlichen Zustand zu erkennen. Daß es jedoch nur Kunstprodukte sind, glaube ich trotzdem mit Sicherheit annehmen zu müssen, denn einmal finde ich nichts Derartiges bei irgend einem anderen Auge, auch nicht beim Embryo derselben Art oder bei

dem sehr nahe stehenden Acanthias acanthias, zweitens ist das Verhalten der Retina, soweit erkennbar, an den gefalteten Stellen kein anderes als an den normalen. Trotzdem habe ich diese Kunstprodukte so genau besprochen; denn sie haben ihren Grund in der verschiedenen Dicke der Sclera, die gerade an den gefalteten Stellen verdünnt ist, und die Regelmäßigkeit in der Form der Falten läßt auf ebenso große Konstanz in den Dickenverhältnissen der Sclera schließen.

Die Cornea ist mit der Iris dorsal durch ein 0,25 mm starkes, nach innen von der Cornea gelegenes Ringfaserbündel verbunden, ventral hängt sie 2 mm breit mit der Iris zusammen, enthält in diesem Teile Pigment und besteht aus starken, welligen Bindegewebsfasern, die in allen Richtungen verlaufen. Dazwischen befindet sich der lamellöse Teil der Cornea, der nasal und temporal bis an den Scleraknorpel heranreicht. Sie besteht im Scheitel nur aus 10 Lamellen, die an den verdickten Rändern durch Teilungen entsprechend vermehrt sind. Die Dicke der Cornea beträgt am Scheitel nur 55 μ, am Rande dorsal 130 μ, ventral 140 μ, soweit der lamellöse, 350 μ, soweit der faserige Teil in Betracht kommt, nasal und temporal 200 μ dick.

Der Scleraknorpel ist zwischen Cornealrand und Aequator am dünnsten, nämlich dorsal 60 μ, ventral 80 μ, nasal 75 μ, temporal 70 μ dick. Am Cornealrande ist er dorsal auf 350 μ, ventral auf 210 μ, nasal auf 220 μ, temporal auf 130 μ verdickt. Im vertikalen Meridian ist er dorsal überall 70 μ stark, ventral verdickt er sich zwischen Aequator und der oben beschriebenen Sclerafalte auf 100 μ, an der Falte verdünnt er sich wieder auf 70 μ; im horizontalen Meridian verdickt er sich zwischen Aequator und Augengrund temporal nur auf 75 μ, nasal auf 95 μ, und verdünnt sich nach dem Augengrunde zu beiderseits bis auf die Stärke, die er am Aequator hatte. An der Gelenkfläche, die fast zentral gelegen ist, hat er 210 μ Dicke. Um das im nasalventralen Viertel gelegene Loch für den Nervus opticus ist er bis auf 100—130 μ verdickt. Die der inneren und äußeren Fläche des Knorpels genäherten Zellen des Knorpels liegen der Fläche parallel und ähneln, je weiter sie nach außen liegen, um so mehr den Zellen der Perichondriums, in welches der Knorpel übergeht.

Die knorpelige Bulbusstütze ist 10 mm lang und dorsiventral abgeplattet, 2,5 mm breit und, 0,25 mm dick. Sie endigt in eine Platte von elliptischer Begrenzung, die 3 mm lang, 2,7 mm hoch, 0,2 mm dick und mit flacher arthrodischer Gelenkpfanne ver-

seben ist. Der hyaline Knorpel der Gelenkplatte geht peripher in zellenreicheren, faserigen und dieser in das die Gelenkhöhle abschließende Bindegewebe über.

Von der Chorioidea ist die Membrana suprachorioidea im Augengrunde 3—4 mm dick, nach dem Aequator zu reduziert sie sich auf Null. Das Stratum vasculosum ist am Augengrunde viel dünner als die Suprachorioidea und 100 μ dick. Das Tapetum lucidum ist stark silberglänzend und reicht überall bis an das Corpus ciliare. Bei Lupenbetrachtung hat es dasselbe Aussehen wie bei Acanthias acanthias. In einem Auge zeigt es unter dem Mikroskop gleichfalls denselben Bau wie bei Acanthias vulgaris, in einem zweiten Auge jedoch liegen die Pigmentzüge stets flach und dem Retinaepithel parallel, wahrscheinlich ein Kunstprodukt.

Das Corpus ciliare ist 2 mm breit und liegt an der Scleraverdickung am Cornealrande, durch die Radiärfältelung leicht erkennbar. Von ihm geht ein homogenes Bändchen als Zonula Zinnii zum Linsenäquator. Die Iris gleicht in ihrer Färbung am fixierten Auge nicht der von Acanthias acanthias, sondern ist durchweg matt silberglänzend. Sie ist dorsal 2 mm, ventral 1,5 mm, nasal und temporal 3,75 mm breit und läßt eine kreisförmige Pupille von 5 mm Durchmesser frei. Am tiefsten Punkte derselben befindet sich ein minimaler Ausschnitt des Irisrandes. Ihre Dicke beträgt überall 70—80 μ, nur ventral ist sie auf 300 μ verdickt. Sie enthält in ihrem mesoblastischen Teil wenig Pigment, das hauptsächlich in den dem Glaskörper benachbarten Schichten liegt. Dazu gesellen sich stellenweise sehr wenige dunkle große Pigmentzellen mit Fortsätzen. Zu äußerst liegt eine als Argentea aufzufassende Schicht nicht färbbarer Kristalle, die auf Querschnitten als gelbgraue Striche erscheinen und wahrscheinlich den Glanz der vorderen Irisfläche hervorrufen. Das Pigmentepithel der Retina bildet am Pupillarrande einen kleinen Sphincter. Mehr Feststellungen über die retinale Irismuskulatur würden vielleicht bei besserem Material möglich sein.

Die Linse ist wenig abgeplattet, fast kugelig. Ihre Achse beträgt 7,9 mm, der Durchmesser 7,2 mm. Eine Linse eines anderen ebenso großen Tieres wurde genau kugelig und mit 6,9 mm Durchmesser gefunden. Die Linsenkapsel ist 15 μ dick.

Die Retina, deren Außenblatt im Bereich der Pars optica ein einschichtiges, flaches, unpigmentiertes Epithel ist, läßt trotz ihres schlechten Erhaltungszustandes wichtige Unterschiede gegen

die von Acanthias acanthias erkennen. Die äußere Körnerschicht ist im ganzen Bereich der Netzhaut, wenigstens im vertikalen Meridian, gleich dick und 8-schichtig, also doppelt so dick als die von Acanthias acanthias im Augengrunde. Die Schicht der inneren Körner ist 10-schichtig und damit auch viel dicker als bei Acanthias acanthias, und auch sie ist an der Peripherie der Netzhaut ebenso dick wie im Netzhautzentrum. Mit diesen Tatsachen stimmen die erlangten Zahlenwerte der wesentlichen Bestandteile gut überein. Im Augengrunde enthält 1 mm^2 der Netzhautfläche 24000 äußere Körner und 1200 Zellen des Ganglion opticum. An der Retinaperipherie ergeben sich dieselben Zahlen.

Der Nervus optius ist mit Scheide 0,8 mm, ohne diese 1,6 mm dick. Er durchsetzt die Orbita geradlinig parallel der Richtung der Augenachse in 4 mm Länge, biegt aber am Bulbus temporalwärts um, so daß er die Sclera schief durchbohrt. Die Vagina nervi optici besteht aus bindegewebigen Längsfasern, die in das die Sclera umgebende Perichondrium und in die Membrana suprachorioidea ausstrahlen.

Die Augenmuskeln verhalten sich in Bezug auf die Stärke und den Verlauf ganz entsprechend wie bei Acanthias acanthias.

Der Bulbus ist in eine zarte Tenonsche Kapsel eingeschlossen, die sich vorn spaltet und teils in die Conjunctiva sclerae, teils in die Conjunctiva palpebrae übergeht. Kranial befestigt sie sich an der Sehnervenscheide und an der Gelenkplatte der Bulbusstütze. Die Lage des Auges im Kopfe ist wie bei der vorigen Art.

Beim Embryo von 19 cm Länge ist der Bulbus 10,0 mm lang und 9,0 mm hoch, seine Achse ist 7,5 mm lang. Die Hornhaut ist 6,7 mm lang und 5,8 mm hoch; ihr Scheitel liegt 1 mm vor dem Cornearande, dieser 2 mm vor dem Aequator. Ein Sulcus corneae ist kaum ausgeprägt.

Das Corpus ciliare ist 1 mm breit. An ihm ist (Taf. XXIX, Fig. 3) das Außenblatt (*a.b*) der Retina pigmentiert, das Innenblatt (*i.b*) pigmentfrei. Die Iris ist dorsal 1,1 mm, ventral 0,7 mm, nasal und temporal 1,5 mm breit und läßt eine fast kreisrunde Pupille von 3,7 mm Länge und 4,0 mm Höhe frei.

Die Papille des retinalen Linsenmuskels (*p.l.m*) liegt ventral am Irisrande des Corpus ciliare auf der Unterseite der Iris. Die Falten des Corpus ciliare reichen bis auf die Höhe der Papille. Ueber den Verlauf der Muskelfasern, die offenbar gleich

den anderen Organen schon fertig ausgebildet sind, orientiert man sich gut durch Schnitte, die parallel zu der die Linse im Insertionspunkt des Linsenmuskels berührenden Ebene geführt sind. Man sieht sodann, daß das innere Blatt (*i.b*) der Retina am Muskel pigmentiert und epithelial ist, während das äußere einen seitlich sich an der Papille erstreckenden pigmentierten Linsenmuskel (*l.m*) bildet.

In jeder der vom Corpus ciliare zur Höhe der Papille emporstrebenden Ciliarfalten (*c.f*) verläuft ein kleines Gefäß (*g*).

Das Ligamentum suspensorium lentis entspringt 1,5 mm breit dorsal am Innenrande des Corpus ciliare.

Der Linsendurchmesser ist 4,0 mm, die Linsenachse 3,8 mm lang. Der vordere Linsenpol berührt den Hornhautscheitel.

3. Carcharias glaucus (L.).

Material: Kopf eines 140 cm langen Tieres aus Triest, ohne Konservierung, ca. 8 Tage p. m.

Das Auge ist dem der folgenden Art sehr ähnlich.

Der Bulbus hat, dem minder gut erhaltenen Material nach zu urteilen, etwa halbkugelige Gestalt. Er ist 35 mm lang, ebenso hoch und ohne die gänzlich eingefallene Cornea 25 mm tief. Der Abstand zwischen Cornealrand und Aequator beträgt 7 mm. Die Cornea ist ziemlich flach und kreisrund und hat 17 mm Durchmesser.

Die Cornea ist am Scheitel äußerst dünn, am Rande dorsal 1 mm, ventral 0,5 mm, nasal 0,7 mm, temporal 0,8 mm dick.

Der Scleraknorpel ist unmittelbar vor dem Aequator, wo er am dünnsten ist, überall nur 1 mm dick oder noch dünner. Am Cornealrande ist er ventral auf 0,4 mm, sonst auf 1 mm verdickt. Zwischen Aequator und Augengrund verdickt er sich im dorsalen, nasalen und temporalen Viertel auf 1,2—1,3 mm, reduziert sich im Augengrunde auf 1,0 mm und tritt von oben 0,6 mm dick an den fast zentral, nur wenig ventral eintretenden Sehnerven heran. Ventral verdickt er sich ständig, bis er den Sehnerven 1,6 mm dick erreicht. Von vorn tritt der Scleraknorpel an den Sehnerven 0,9 mm dick, von hinten mit 1,2 mm dicker Anschwellung heran. Das Loch im Scleraknorpel für den Sehnerven ist etwa kreisrund mit 2,5 mm Durchmesser.

Eine drehrunde, 20 mm lange und 2 mm dicke Knorpelstange ist zwar vorhanden, sie ist aber nicht direkt mit dem

Knorpel des Craniums verbunden, sondern diese Verbindung wird durch eine 6 mm lange Bandmasse hergestellt. Am Bulbus endet die Knorpelstange in einen 3 mm dicken Knopf, der jedoch, soweit das Material erkennen läßt, nicht mit dem Bulbus gelenkig verbunden ist, sondern in der TENONschen Kapsel liegt.

Die Chorioidea ist so dünn, daß die Gefäßstämme auf der Sclera verlaufen, Sulci in ihr aussparend. Das Tapetum glänzt bläulich-silbern. Eine Suprachorioidea fehlt offenbar. Vom Corpus ciliare scheint Aehnliches zu gelten wie bei Carcharias carcharias.

Die Iris ist vorn schwarz mit silbernen Flecken. Sie ist dorsal 6 mm, ventral 5 mm, nasal und temporal 6 mm breit und läßt eine 5 mm breite und 6 mm hohe Pupille frei.

Die Linse ist kugelig, ihr Durchmesser beträgt 12 mm.

Von ihrem Aequator geht ein gelatinöses Häutchen, Zonula Zinnii, auf den Glaskörper, der an diesem Häutchen festhängt.

Der Nervus opticus durchsetzt 20 mm lang die Orbita und ist mit Scheide 3 mm, ohne diese 2 mm dick. Dic Scheide besteht aus Längsfasern, die sich mit den Fasern der TENONschen Kapsel verflechten, hauptsächlich aber auf das Perichondrium des Scleraknorpels übertreten.

Der Bulbus liegt nicht unmittelbar in dem weichen, retrobulbären Bindegewebe, sondern in einer derbhäutigen, bindegewebigen TENONschen Kapsel. Dieselbe geht nach dem Cornealrande zu in die Propria der Conjunctiva sclerae über. Hinten befestigt sie sich an der Sehnervenscheide, sowie an dem Knopfe der Knorpelstange.

Die kräftigen Bulbusmuskeln sind sämtlich etwa 30 mm lang und etwa gleich stark, nur die Obliqui wenig schwächer als die Recti. Die Recti entspringen um die Befestigungsstelle der Knorpelstange am Cranium. Sie inserieren am Aequator, nur der Rectus internus hinter demselben. Die Obliqui entspringen weiter nasal und inserieren neben den betreffenden Recti am Aequator.

Die Nickhaut ist stark entwickelt, ihre Vorderseite mit Hautzähnchen bedeckt. Sie läßt sich von vorn unten her schräg über das ganze Auge ziehen. Hierzu dient ein von JOHANNES MÜLLER (72) dargestellter schlanker Muskel, der über und hinter dem Auge entspringt, am Auge ein Ringband (Retinaculum) durchzieht und seine Sehne in den hinteren Teil der Nickhaut einstrahlen läßt. Die Augenlider kann ich nicht untersuchen, da das Tier abgehäutet ist.

4. Carcharias carcharias (Risso).
(Carcharias lamia Risso.)

Fig. 3 und 4.

Material: Ein Kopf aus der Nordsee, ohne Konservierung ca. 8 Tage p. m.

Der Bulbus hat ohne die gänzlich eingefallene Cornea und ohne die äußere Faserschicht der Sclera annähernd die Gestalt einer Halbkugel. Er ist 27 mm lang, 23 mm hoch und 15 mm tief. Der Abstand zwischen Cornearand und Aequatorebene beträgt 4,5 mm. Die Cornea ist fast kreisrund, 14 mm lang und 13 mm hoch.

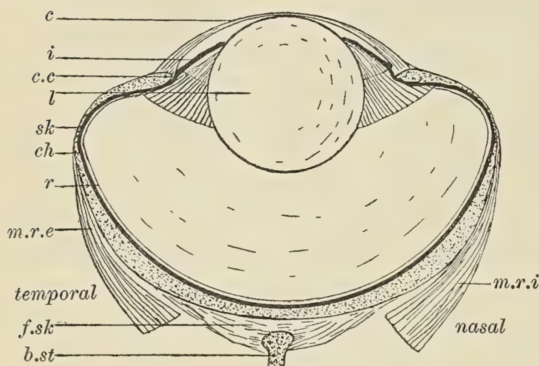


Fig. 3. Carcharias carcharias, Horizontalschnitt. 2 : 1.

Die Cornea ist am Scheitel äußerst dünn, am Rande überall etwa 0,8 mm dick.

Die Sclera ist an und dicht vor dem Aequator nur etwa 0,1 mm dick; am Cornearande ist sie dorsal auf 0,8 mm, temporal auf 1 mm und ventral nur auf 0,5 mm angeschwollen. Zwischen Aequator und Augengrund verdickt sie sich im dorsalen, nasalen und temporalen Viertel auf 1 mm, reduziert sich im Augengrunde wieder auf 0,5 mm und tritt von oben 0,7 mm stark an den fast zentral, nur wenig ventral eintretenden Sehnerven heran. Ventral verdickt sie sich vom Aequator ab ständig, bis sie den Sehnerven 2,5 mm dick erreicht. Das Loch im Scleraknorpel für den Sehnerven ist nur 1,5 mm hoch.

Ein drehrunder, 25 mm langer und etwa 1 mm dicker Knorpelstiel ist vorhanden, er erreicht aber den Scleraknorpel nicht, sondern endigt in 1 mm Entfernung vom Bulbus mit 2 mm dickem Kopfe, der durch starke, aber, wie es scheint, lockere Bindegewebsfasern mit der Sclera verbunden ist. Diese nur kranial entwickelten Bindegewebsfasern können auch als eine Faserschicht der Sclera aufgefaßt werden. Am Cranium biegt der Knorpel-

stiel unter außerordentlicher Verdünnung nasalwärts um und schmiegt sich dem Cranium an, mit ihm durch wenig Bindegewebe verbunden.

Die Vasculosa der Chorioidea ist sehr dünn, die Gefäße verlaufen samt ihren Verzweigungen auf der Sclera, Sulci in ihr aussparend, so daß ihr Verlauf auch nach der Ablösung der Chorioidea von der Sclera noch außerordentlich leicht zu erkennen ist. Eine Suprachorioidea fehlt. Das Tapetum glänzt wie mattes Silber und ist ohne Abnahme des Glanzes bis an das Corpus ciliare zu verfolgen. Eine Suprachorioidea fehlt offenbar.

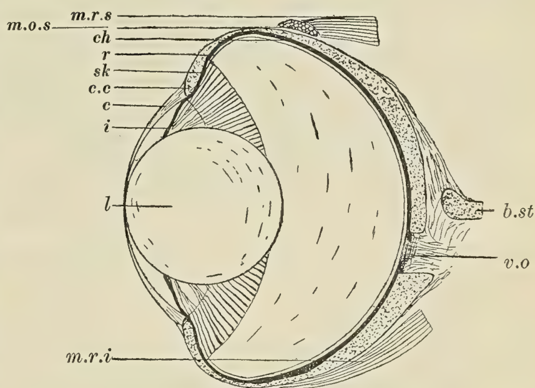


Fig. 4. Carcharias carcharias, Vertikalschnitt. 2 : 1.

Das Corpus ciliare stellt eine im Bereich des Cornearandes liegende 3 mm breite Zone dar. Die Ciliarfalten treten, zu Bündeln von vieren vereinigt, auf die Unterseite der Iris.

Die Iris zeigt auf ihrer Vorderfläche silbergrauen Glanz. Sie ist im vertikalen Meridian 3 mm, im horizontalen 4 mm breit und läßt eine rundliche Pupille von 7 mm Höhe und 6 mm Breite frei. Am unteren Pupillarrande findet sich ein minimaler Einschnitt der Iris.

Die Linse wurde leider nicht rechtzeitig ausgemessen, bevor sie durch Druck arg deformiert und so gehärtet wurde. Sie dürfte 9—10 mm Durchmesser gehabt haben.

Von der Linse geht ein von ihrem Aequator abgehendes, gelatinöses Häutchen, Zonula Zinnii, auf den Glaskörper über. Der Glaskörper war geschrumpft und ließ die Zonula nicht weiter verfolgen.

Der Nervus opticus ist 1,5 mm, mit Scheide 3 mm dick und durchsetzt die Orbita geradlinig, 20 mm lang.

Der Lid-„Spalt“ ist elliptisch, 22 mm lang und 16 mm hoch. Der Nickhautapparat ist wie bei Carcharias glaucus beschaffen.

5. Centrina centrina (L.).

Material: Die Augen von 2 Tieren aus Triest, nicht gut konserviert. Nur die Augen des kleineren Tieres sind hinreichend gut erhalten, um Messungen zu ermöglichen.

Der Bulbus ist etwa von der Form eines Ellipsoids, er ist 23,5 mm lang, 22 mm hoch, seine Achse mißt 18 mm. Der Hornhautscheitel liegt 1 mm vor der Ebene des Hornhautrandes, dieser 3 mm vor der Aequatorebene. Die Hornhaut ist elliptisch, 17 mm lang und 14 mm hoch. Ein Sulcus corneae ist kaum ausgeprägt. Der Bulbus des größeren Tieres ist 27 mm lang und 26 mm hoch.

Die Cornea hängt dorsal 0,5 mm, ventral 2 mm, nasal und temporal 0,5 mm mit der Iris zusammen und ist in diesem ringförmigen Teile schwarz pigmentiert. Die Dicke der Cornea beträgt etwa am Rande dorsal 0,2 mm, ventral 0,5 mm, nasal und temporal 0,3 mm. Am Scheitel ist sie noch geringer.

Der Scleraknorpel ist fast überall so dünn, daß seine Dicke nur durch mikrometrische Messung zu ermitteln wäre. Am Cornealrande ist er dorsal ca. 0,2 mm, ventral 0,2 mm, nasal und temporal 0,5 mm dick. Der Knorpel ist außen mit einer Faserschicht überkleidet, die ihn an Dicke übertrifft.

Die Chorioidea ist bei den beiden Tieren ganz verschieden ausgebildet, so daß eine merkwürdige individuelle Variation zu konstatieren ist. In den größeren Augen ist die Chorioidea durchgehends äußerst dünn, eine Suprachorioidea fehlt, in den kleineren dagegen liegt die dunkel pigmentierte Vasculosa einer sehr stark ausgebildeten, wenig pigmentierten Suprachorioidea auf, die im Augengrunde 1,5 mm dick ist und sich nach dem Aequator hin auf Null reduziert. Ein Tapetum lucidum konnte ich nicht konstatieren, ohne sein Fehlen behaupten zu wollen.

Das Corpus ciliare ist eine im Bereich der Grenze von Sclera und Cornea liegende ca. 3 mm breite Zone von Radiärfalten. Dorsal und ventral sind die Falten nach innen verlängert, so daß sie 4 mm lang sind. Sie erreichen dadurch ventral die Höhe der fast am Pupillarrande der Iris liegenden, sehr kleinen Papille des Linsenmuskels, dorsal den entsprechend gelegenen Ursprung des 8 mm breiten Ligamentum suspensorium lentis.

Die Iris ist vorn schwarz, sie ist dorsal 2,5 mm, ventral 2 mm, nasal und temporal 3,5 mm breit und läßt eine rundliche Pupille von 10 mm Horizontal- und 10,5 mm Vertikalausdehnung offen.

Die Linse ist fast völlig kugelig, ihr Durchmesser mißt 8,5 mm, ihre Achse 8 mm. Ihr vorderer Pol berührt den Hornhautscheitel.

Die Retina ist nicht besonders gut erhalten, doch waren Zählungen der äußeren Körner und der Ganglienzellen möglich. Im Augengrunde entfallen auf 1 mm² 65000 äußere Körner und 3600 Ganglienzellen, in der Retinaperipherie 50000 äußere Körner und 3400 Ganglienzellen.

Die Augenmuskeln sind ziemlich schwach und voneinander in ihrer Stärke nur wenig verschieden. Am stärksten sind die Recti laterales, am schwächsten die Obliqui. Sie inserieren sämtlich etwa am Aequator, die Obliqui dicht neben den Recti.

Der Bulbus ist in eine Tenonsche Kapsel eingeschlossen, die überall durch feine Fasern mit der äußeren Faserschicht der Sclera zusammenhängt und sich vorn spaltet, um ein Blatt zum Cornealrande der Sclera, eins in die Conjunctiva palpebrae zu entsenden.

Der Lidspalt ist 23 mm lang und 10 mm hoch.

6. **Mustelus laevis** Risso.

Fig. 5 und 6.

Material: Ein Kopf in Formol von einem 37 cm langen Tiere. Augen, in verschiedener Weise gut fixiert, aus Triest. An den enukleierten Augen kann ich nicht erkennen, ob sie von dieser oder der folgenden Art stammen. Da aber wesentliche Unterschiede an den Augen beider Arten nicht zu erwarten sind, so wurden sie ohne Berücksichtigung des Artunterschiedes verwandt. Die folgende Beschreibung bezieht sich daher auf die oben genannte Art und die folgende, mit Ausnahme der Teile, die bei der folgenden eine besondere Besprechung erfahren.

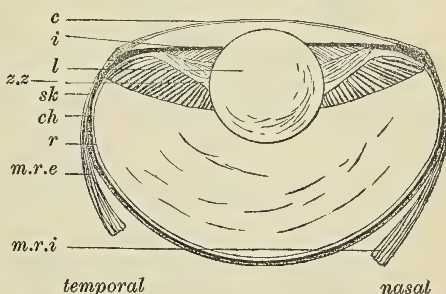


Fig. 5. Mustelus, Horizontalschnitt. 3:1.

Der Bulbus kommt in seiner Gestalt infolge des kaum angedeuteten, im Horizontalschnitt überhaupt nicht erkennbaren Sulcus corneae einem Rotationsellipsoid äußerst nahe. Seine Länge beträgt 15 mm, seine Höhe 11 mm, seine Achsenlänge 10 mm. Der Corneascheitel liegt 2 mm vor dem Hornhautrande, dieser 4,5 mm vor dem Aequator. Die Länge der Cornea beträgt 13 mm, ihre Höhe 7,5 mm.

Die Conjunctiva corneae ist 10-schichtig, die unterste Schicht besteht aus hohen Cylinderzellen, die oberste aus sehr flachen Zellen. Die Conjunctiva sclerae ist 4—5-schichtig; sehr wenige Zellen der letzteren sind zu Becherzellen umgewandelt.

Die Cornea ist am Scheitel 40 μ dick, am Rande dorsal und ventral ebenso. Am dorsalen Rande haftet sie vermittelst eines ihr innen anliegenden Ringfaserbündels von 130 μ Dicke an der Iris. Am ventralen Rande haftet sie 1,5 mm breit an der Iris. Im Iriswinkel liegt der Cornea ein 200 μ starkes Ringfaserbündel an. Nasal ist sie am Rande 500 μ dick, temporal ebenso. Sie besteht im Scheitel aus 9 Lamellen, von denen die vorderste besonders stark ist. Eine Membrana Descemeti fehlt. Ein Hornhautendothel konnte nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden.

Der Scleraknorpel ist vor dem Aequator dorsal 80 μ, ventral 100 μ, nasal 60 μ, temporal 55 μ dick. Von hier verdickt er sich nach dem Cornealrande zu, den er dorsal unter keulenförmiger, 180 μ starker Anschwellung erreicht. Ventral verdickt er sich zwar auf 145 μ, verdünnt sich aber vor dem Rande wieder und endet fast zugespitzt. Vom Aequator aus verdickt er sich nach dem Augengrunde zu allmählich und kranial erreicht er eine Dicke von 290 μ. An das 1,5 mm hohe Loch für den eintretenden Nervus opticus tritt er von oben und von unten 400 μ dick heran.

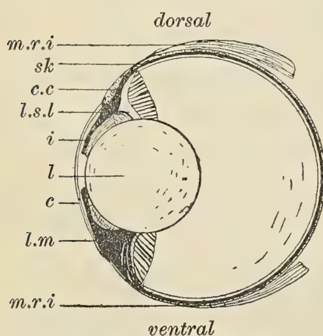


Fig. 6. Mustelus, Vertikalschnitt. 3 : 1.

Eine knorpelige Bulbusstütze fehlt.

Die Chorioidea besteht aus einer 60 μ dünnen Membrana vasculosa und dem Tapetum lucidum. Die erstere ist so dünn, daß alle Gefäßstämme für sich Rinnen im Scleraknorpel beanspruchen. Am Tapetum fällt auf, daß die säulenförmigen Pigmentzüge außerordentlich dicht stehen. Ich finde dieselben mit Schaper (89) in manchen Augen überall im spitzen Winkel gegen die Retina stehend, in anderen jedoch liegen sie, vielleicht infolge postmortaler Deformation, im Augengrunde der Retina parallel.

Das Corpus ciliare wird durch eine im Bereiche der Grenze von Sclera und Cornea liegende, 2 mm breite Zone dargestellt, die äußerst scharf radiär gefältelt ist. Eine Radiärfalte

ist in Taf. XXIX, Fig. 4 dargestellt, und zwar in einem sehr schiefen Schnitt, durch den das Bild der Falte stark verlängert und verbreitert wird. Die Radiärfalten werden wesentlich durch die Pars ciliaris retinae gebildet, deren Außenblatt (*a.b*) pigmentiert, deren Innenblatt (*i.b*) pigmentfrei ist. Zwischen den beiden Schenkeln einer jeden Falte findet sich nur sehr spärliches, Pigmentzellen enthaltendes Bindegewebe (*b.d.g*); Gefäße treten, bis auf ganz wenige Kapillaren, nicht hinein. Viele Falten setzten sich mit verringerter Höhe auf die Unterseite der Iris fort. Dorsal ist das Corpus ciliare auf eine 2 mm lange Strecke nur 1,5 mm breit, indem die Radiärfalten nicht so weit nach innen reichen und sich auch nicht auf die Iris fortsetzen. Dies ist die Stelle, von der sich das Ligamentum suspensorium lentis zum Linsenäquator erstreckt. Dasselbe stellt hier, wie überall, nur eine verstärkte Partie der Zonula Zinnii vor, die sich hier wie bei den anderen Arten verhält. Ventral findet sich mitten im Corpus ciliare eine relativ große, papillenartige, 1,5 mm hohe Erhebung desselben, die den Linsenmuskel trägt. Hier reichen wiederum die Radiärfalten von außen nur bis auf die Höhe der Papille, nicht weiter nach innen. Die Befestigung der Papille an der Linse geschieht hier nicht nur durch das gelatinöse Zonulahäutchen, sondern die Papille erreicht auch selbst die Linse und legt sich ihr breit an. Dabei fehlt an dieser Stelle das Retinaepithel, so daß der mesoblastische Teil der Papille die Linsenkapsel berührt. Rund um diese Stelle sind die Zellen des Außenblattes der Retina zu pigmentierten Muskelfasern differenziert, während die unpigmentierten Zellen des Innenblattes Epithelcharakter tragen.

Die Iris ist vorn aschgrau. Sie ist dorsal 2 mm, ventral 2,5 mm, nasal und temporal 5 mm breit und läßt eine 1,5 mm hohe und 2 mm breite, unten stumpf zugespitzte Pupille offen. Sie ist 70 μ dick. Vor ihrem pupillaren Rande verdickt sie sich (Taf. XXIX, Fig. 5), indem zwar ihr mesoblastischer Teil (*p.m.i*) auf eine äußerst dünne Schicht reduziert wird, das äußere Blatt (*a.b*) der Pars iridiaca retinae aber einen ziemlich kräftigen Muskel bildet. Dem Faserverlauf nach stellt der äußere Teil einen in mehrere Portionen gesonderten Sphincter (*sph*), der innere einen Dilatator (*dil*) vor. Das Innenblatt (*i.b*) der Pars iridiaca retinae ist pigmentiert und epithelial.

Die kleine Linse ist völlig kugelig, ihr Durchmesser beträgt 5 mm. Die Linsenkapsel ist 15 mm dick. Die Linse berührt die Hornhaut nicht.

Das Außenblatt der Pars optica der Retina ist ein niedriges, einschichtiges, unpigmentiertes Epithel von 6 μ Höhe. Am Innenblatt sind die Stäbchenaußenglieder 20 μ lang, die Innenglieder sind 14,5 μ lang. Wegen der Kleinheit der Licht perzipierenden Elemente sind die Zapfen neben den Stäbchen schwer zu erkennen. Beide Arten von Elementen sind in Taf. XXIX, Fig. 7 dargestellt. Von den Stäbchen mit cylindrischen oder vitrad wenig verbreiterten Innengliedern unterscheiden sich die Zapfen durch ihr kolbenförmiges Innenglied. In den Stäbchen sowie in manchen Zapfen läßt sich nahe dem inneren Ende eine helle, ellipsoidförmige Einlagerung erkennen. Auf 40 Stäbchen finde ich nur 3 Zapfen entfallend. Die Schicht der äußeren Körner ist im Augengrunde 18 μ dick und 5-schichtig, an der Peripherie (ventral) 10 μ dick und 2—3-schichtig. Sämtliche Kerne dieser Schicht sind in radiärer Richtung gestreckt. Es folgt eine äußerst dünne, äußere plexiforme Schicht, dann die zusammen 10 μ dicken Schichten der horizontalen Fulcrumzellen, von denen die inneren dünneren sich mit ihren Fortsätzen zwischen die äußeren legen. Die Schicht der übrigen inneren Körner ist überall 470 μ dick und 12-schichtig, die innere plexiforme Schicht hat 140 μ Dicke, die Nervenfaserschicht verdünnt sich naturgemäß vom Sehnerven nach außen hin ständig. Die Zellen des Ganglion opticum liegen in den letzten beiden Schichten zerstreut, stellenweise bilden sie auch eine Lage zwischen diesen beiden Schichten.

Auf 1 mm^2 der Netzhaut entfallen im Augengrunde 70000 äußere Körner und 9000 Ganglienzellen, an der Peripherie (temporal) 50000 äußere Körner und 5000 Ganglienzellen.

Der Nervus opticus ist 1 mm dick. Seine dünne, längsfaserige Scheide ist mit der Tenonschen Kapsel verbunden. Innerhalb derselben besteht die Sehnervenscheide aus vorwiegend zirkulären Fasern, die das Durchtrittsloch des Sehnerven in der Sclera ausfüllen und in das Perichondrium, sowie in die Chorioidea ausstrahlen.

Das Auge wird von einer dünnen, bindegewebigen Tenonschen Kapsel umgeben, die die Augenmuskeln hindurchtreten läßt, mit deren Fascien verbunden ist und in die Conjunctiva sclerae hineintritt. Am Sclerarande ist sie mit dem Perichondrium fest verwachsen, im übrigen steht sie überall mit der Sclera durch zarte Bindegewebsfasern in Verbindung.

Unter den Augenmuskeln inseriert der Rectus internus etwas vor dem Aequator, der Rectus externus etwas hinter dem-

selben, Rectus superior und inferior am Aequator. Alle 4 Recti entspringen an fast gleicher Stelle, temporal in der Orbita. Die Obliqui entspringen nasal, beide an einer Stelle und inserieren neben den entsprechenden Recti. Die Obliqui und der Rectus superior und inferior sind wesentlich schwächer als die Recti laterales.

Der Lidspalt ist 13 mm lang und 7 mm hoch, vorn gerundet und hinten zugespitzt. Eine Duplikatur des unteren Lides, die Nickhaut, tritt mit 1 mm breitem Streifen zu Tage. Der Lidapparat bedeckt im geöffneten Zustande den Cornearand dorsal und ventral, nicht an den Seiten. Die Muskulatur besteht aus Levator palpebrae nictitantis und Retractor palpebrae superioris, die von Tiesing (97) treffend dargestellt sind. Hinzuzufügen ist nur, daß beide Muskeln an der hinteren Seite des Lides bezw. der Nickhaut, also an dem inneren Blatte der betreffenden Integumentfalten inserieren.

Das Auge liegt, von der Tenonschen Kapsel umschlossen, an der Seite des Kopfes, die Augenachse ist nur sehr wenig nach oben und vorwärts gerichtet.

7. **Mustelus mustelus** (O. F. Müller).
(Mustelus vulgaris Müller u. Henle.)

Material: Ein Kopf eines 41,5 cm langen Tieres in Formol, aus Triest. Im übrigen cf. Mustelus laevis.

Der Bulbus hat die Form eines Rotationsellipsoids, Länge und Höhe betragen 15 mm, die Bulbusachse mißt 11 mm. Der Corneascheitel liegt 3 mm von dem Cornearande, dieser 4,5 mm vor dem Aequator. Die Durchmesser der Cornea betragen 13 mm und 8 mm. Ein Sulcus corneae ist nur sehr schwach ausgeprägt.

Die Iris ist vorn aschgrau, nasal und temporal 5,5 mm, dorsal und ventral 3 mm breit und läßt eine 2 mm breite und ebenso hohe Pupille, die ventral in eine stumpfe Spitze ausgezogen ist, frei.

Die Linse ist fast kugelig, ihre Durchmesser betragen 6,2 mm. Sie berührt die Hornhaut nicht.

Der Lidspalt ist 16 mm lang und 6,5 mm breit. Im übrigen verhält sich der Lidapparat wie bei der vorigen Art.

8. **Galeus galeus** (L.).

Material: Tiere aus Triest, in Formol konserviert.

Das Auge ähnelt sehr dem von Mustelus.

Der Bulbus hat Ellipsoidform, er ist beim 38 cm langen Tiere 17,5 mm lang, 15,0 mm hoch und von 11,0 mm Achsen-

länge. Die Cornea stellt, von vorn gesehen, eine Ellipse von 15 mm Länge und 9 mm Höhe dar. Der Corneascheitel liegt 1 mm vor dem Cornearande, dieser 4 mm vor der Aequatorebene. Ein Sulcus corneae ist nicht vorhanden.

Die Cornea ist am Scheitel äußerst dünn, am Rande ist sie dorsal etwa auf 0,3 mm, ventral auf 0,2 mm, nasal auf 0,6 mm, temporal auf 0,8 mm verdickt.

Die Sclera ist am Aequator äußerst dünn. Am Cornealrande ist sie dorsal auf etwa 0,3 mm, ventral auf 0,2 mm, nasal auf 0,1 mm, temporal auf 0,2 mm verdickt. Im Centrum des Augengrundes ist sie etwa 0,2 mm dick. An die etwa 3 mm unter dem Centrum gelegene Eintrittsstelle des Sehnerven, ein kreisrundes Loch im Knorpel von 2 mm Durchmesser, tritt sie von oben 0,3 mm, von unten 0,1 mm, von vorn und hinten 0,2 mm dick heran.

Ein Bulbusstiel fehlt.

Die Chorioidea ist äußerst dünn. Eine Suprachorioidea fehlt.

Das Corpus ciliare ist eine wesentlich im Bereiche der Scleraverdickung am Cornealrande liegende, 2 mm breite Zone von Radiärfalten, die sich mit verringerter Höhe auf die Unterseite der Iris fortsetzen. Ventral sitzt der Grenze von Corpus ciliare und Iris die Papille des Linsenmuskels auf, ein kleines Knötchen, das in meridionaler Richtung 1,2 mm, in horizontaler 0,7 mm ausgedehnt und nur 0,3 mm hoch ist.

Die Iris ist dorsal und ventral 3,5 mm, nasal und temporal 6,5 mm breit und läßt eine Pupille frei, die oben ziemlich gerundet, an den Seiten sowie unten jedoch zugespitzt ist und daher etwa ein auf einer Spitze stehendes Quadrat von 2 mm Diagonallänge darstellt. Die Pupillenweite ändert sich jedoch beträchtlich je nach dem Kontraktionszustande der Iris und kann im rechten Auge eine ganz andere sein als im linken. Bei 5 verschiedenen Individuen von 33—38 cm Länge wechselt die Breite der Pupille von 0,8—2,8 mm.

Die Zonula Zinnii ist ein gelatinöses Häutchen, das das Corpus ciliare bedeckt und vom inneren Rande desselben zur Linse zieht und sich an dieser ein wenig vor ihrem Aequator befestigt. In ihr finden sich viele Eindrücke von Ciliarfalten, besonders dorsal und ventral.

Die Linse ist fast kugelig. Ihr Durchmesser beträgt 6,5 mm, ihre Achse 5,8 mm. Sie berührt den Hornhautscheitel in den meisten Augen nicht, wohl aber bei maximaler Pupillenerweiterung,

wobei allerdings die Hornhaut etwas deformiert und das natürliche Verhalten nicht mit Sicherheit festzustellen ist.

Von der Retina erhielt ich leider keine besonders guten Präparate. Die daher nicht sehr zuverlässigen Zählungen ergaben folgende Resultate: Im Augengrunde enthält 1 mm^2 75000 äußere Körner und 1500 Ganglienzellen, in der Netzhautperipherie 25000 äußere Körner und wiederum 1500 Ganglienzellen.

Der Nervus opticus ist mit Scheide 1,5 mm, ohne dieselbe 0,8 mm dick und durchsetzt in 4 mm Länge die Orbita, und zwar geradlinig, nur an der Sclera biegt er aufwärts um, so daß er die Sclera schief durchbohrt.

Die Augenmuskeln sind im Verhältnis zu der minimalen Dicke der Sclera ziemlich beträchtlich. Am stärksten sind die Recti laterales, besonders der Rectus internus. Die Obliqui sind etwa ebenso stark wie der Rectus superior und inferior. Dorsal inseriert der Obliquus neben dem Rectus, ventral überdeckt er die Rectusinsertion. Sie inserieren sämtlich etwa am Aequator, nur der Rectus internus etwas hinter demselben.

Die Tenonsche Kapsel ist zarthäutig, sie setzt sich hinten am Sehnerven fest.

Der Lidspalt ist 14 mm lang und 9 mm hoch, vorn gerundet und hinten zugespitzt. Eine Duplikatur des unteren Lides, die Nickhaut, tritt mit 1 mm breitem Streifen zu Tage. Sie ist an ihrer Vorderseite mit Hautzähnchen bekleidet. Der Lidspalt läßt vorn und hinten noch ein wenig von der Sclera sehen. Ein schlanker Musculus retractor nictitantis kommt vor dem Spritzloch schräg von oben und inseriert im inneren Blatte der Nickhaut. Er überkreuzt rechtwinklig einen Retractor palpebrae superioris. Der Lidapparat erinnert damit sehr an den von Mustelus.

Die Lage des Auges im Kopfe ist derartig, daß seine Achse kaum nach oben und vorwärts gerichtet ist.

B. Nachtselachier.

In die Gruppe der Nachtselachier rechne ich die Arten von Scyllium, Squatina, Torpedo, Raja, die sich durch ihr Verhalten in Aquarien als Nachttiere erweisen, sowie die nach dem Baue des Auges zu jenen gehörenden Haie Lamna und Selache.

9. Scyllium canicula (L.).

Fig. 7 und 8.

Material: Tiere aus Rovigno, in Perényischer Flüssigkeit konserviert; Tiere aus Triest, in Formol konserviert.

Der Bulbus hat beim 45 cm langen Tier etwa die Gestalt eines dreiachsigen Ellipsoids, er ist 16 mm lang, 12,5 mm hoch und hat 10 mm Achsenlänge. Der Hornhautscheitel liegt 1,5 mm vor dem Hornhautrande, dieser 1,5 mm vor dem Aequator. Die Cornea ist, von vorn gesehen, elliptisch, 12 mm lang und 8 mm hoch. Ein Sulcus corneae ist kaum ausgeprägt.

Die Conjunctiva corneae ist 8-schichtig, die hinterste Schicht besteht aus kubischen Zellen, die vorderste aus sehr flachen Zellen. Die Conjunctiva bulbi ist 4-schichtig.

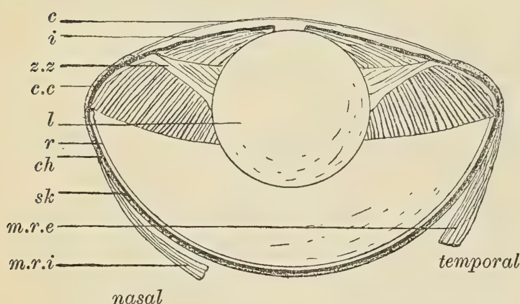


Fig. 7.

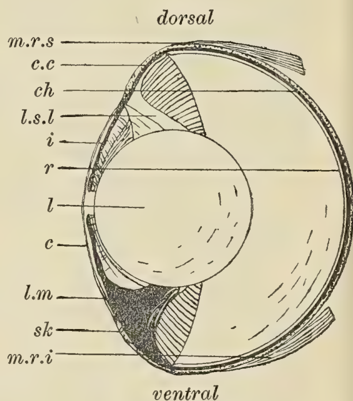


Fig. 8.

Fig. 7. Scyllium canicula, Horizontalschnitt. 3,3 : 1.
Fig. 8. Scyllium canicula, Vertikalschnitt. 3,3 : 1.

Die Cornea hängt dorsal 700 μ, ventral 1500 μ, nasal 500 μ, temporal 400 μ breit mit der Iris zusammen und besteht in dieser Zone aus wellenförmig verlaufenden Bindegewebsfasern und enthält Pigment. Nach innen davon liegt der lamellöse Teil. Die Dicke der Cornea beträgt im Scheitel 35 μ, am Rande dorsal 300 μ, ventral 120 μ. Sie besteht im Scheitel aus 15 Lamellen, deren vorderste so dick ist, wie 6 andere zusammen (vordere Basalmembran). Ihre Innenfläche wird von einem Häutchen bedeckt, dessen zellige Beschaffenheit ich jedoch nicht nachweisen kann.

Die Sclera ist sehr dünn. Ihre Dicke beträgt am Aequator 40 μ, ventral 500 μ. Am Cornealrande endigt sie dorsal 90 μ, ventral 70 μ dick, ohne plötzliche Anschwellungen. Im Augen-

grunde ist sie 50 μ dick, also nicht wesentlich dicker als am Aequator. An das zentral gelegene, 2,5 mm hohe Loch für den Nervus opticus tritt sie auch ohne Aenderung der Dicke heran.

Die Chorioidea ist ziemlich dünn, ihre Dicke beträgt bis etwa 400 μ. Eine strenge Scheidung zwischen Suprachorioidea und Vasculosa besteht nicht, wenngleich nach innen zu kleinere Gefäße und Pigmentreichtum, nach außen größere Gefäße überwiegen. Die Gefäßstämme der Chorioidea liegen halb in Sulci, die sie in der Sclera für sich beanspruchen. Die Venen, die oft sehr weitlumig sind und dabei immer nur endotheliale Wandung besitzen, überwiegen bei weitem die Arterien. Unter letzteren findet man solche mit nur 30—40 μ Durchmesser, während venöse Lumina von 200 μ Weite gefunden werden. Das Pigment umgibt namentlich die Gefäße.

Das Tapetum lucidum zeigt bei Formolkonservierung sehr schwachen, bei Fixierung in Perényischer Flüssigkeit sehr starken Silberglanz, der sich über die ganze Netzhautfläche verfolgen läßt, aber nicht überall gleich stark ist. Am stärksten ist er vielmehr auf einem breiten, durch den horizontalen Meridian gehenden Streifen, der, soweit seine unscharfe Begrenzung überhaupt eine Abmessung zuläßt, nasal etwa $^1/_2$ cm, temporal 1 cm breit ist. Im mikroskopischen Präparat zeigt es bei Fixierung mit Perényischer Flüssigkeit dicht nebeneinander liegende, nadelförmige Kristalle, die an der Retinaperipherie ziemlich steil gegen die Retina stehen, im Augengrunde jedoch der Retina parallel liegen. An der Retinaperipherie finden sich zwischen den Kristallen, ihnen vollkommen parallel laufend, die Pigmentzüge.

Das Corpus ciliare ist eine 1,3 mm breite, fein radiär gefaltete Zone, die im Bereich der Grenze von Sclera und Cornea liegt. Die Radiärfalten setzen sich mit geringerer Höhe auf die Unterseite der Iris fort. Das Corpus ciliare wird von einem feinen Häutchen überzogen, das vom inneren Rande des Corpus ciliare als Zonula Zinnii zum Linsenäquator zieht. Das Ligamentum suspensorium lentis entspringt in gleicher Höhe wie die übrige Zonula Zinnii. Der Linsenmuskel wird von einer Papille getragen, die der inneren Grenze des Corpus ciliare aufsitzt, in radiärer Richtung 1 mm, in horizontaler $^1/_2$ mm, in vertikaler 1 mm ausgedehnt. Die Falten des Corpus ciliare reichen bis auf die Höhe der Papille hinauf. Die Papille legt sich zum Teil der Linsenkapsel selbst an, zum größten Teil aber wird seine Verbindung mit der Linse durch das der Zonula Zinnii zugehörende

Häutchen vermittelt. Dasselbe enthält hier, allerdings in einem Auge, das einem nur in Formol konservierten Tiere entnommen ist, feinste Fasern, die ein feines Netzwerk bilden und in ihrem Verlauf keine Beziehungen zur Richtung des Muskelzuges erkennen lassen. Die Muskelfasern erstrecken sich namentlich von der nasalen und temporalen Seite der Papille.

Die Iris ist auf ihrer Vorderseite schwarz. Sie läßt nur eine spaltförmige, von dorsal-temporal nach ventral-nasal ziehende Papille von 4 mm Länge frei. Sie ist 120 μ dick, gefäßreich und stark pigmentiert. Das Endothel der Vorderfläche ist hier besonders deutlich zu erkennen. Eine Argentea fehlt, auch in Perényi-Präparaten, in denen sonst die Kristallkörper nirgends zerstört sind. Beide Blätter der Pars iridiaca retinae sind stark pigmentiert. Das äußere Blatt besteht wahrscheinlich an der ganzen Unterseite der Iris aus radiären Fasern, die erst auf Flächenschnitten deutlich erkennbar sind und in ihrer Gesamtheit einen Dilatator bilden, nur am Irisrande bilden die Zellen dieses Blattes einen auf Querschnitten leicht in die Augen fallenden, wulstigen Sphincter.

Die Linse ist ziemlich kugelig, doch deutlich abgeplattet. Ihr Durchmesser mißt 6,5 mm, ihre Achse 5,8 mm. Die Linsenkapsel ist ziemlich dünn, ihre Dicke beträgt 19 μ. Infolge der spaltförmigen Pupille berührt die Linse die Hornhaut natürlich nicht.

Das Außenblatt der Retina ist ein sehr flaches, unpigmentiertes Epithel. Das Innenblatt ist in seiner Gesamtheit ohne die Nervenfaserschicht, deren Dicke natürlich variiert, etwa 170 μ dick. Der Bau der Retina ist infolge mangelhafter Konservierung in keinem Präparat gut zu erkennen. Die äußeren Körner bilden eine im Augengrunde 40 μ, in der Retinaperipherie 35 μ dicke Schicht und liegen im Grunde 7-schichtig, in der Peripherie 6-schichtig. Die inneren Körner liegen überall 7-schichtig und bilden zusammen eine 40 μ dicke Schicht.

Zählungen der äußeren Körner ergeben, daß deren im Augengrunde 59 400 auf 1 mm^2 entfallen, in der Retinaperipherie 39 600. Von Zellen des Ganglion opticum entfallen im Augengrunde 1500, in der Netzhautperipherie 1000 auf 1 mm^2.

Die Augenmuskeln sind sämtlich von etwa gleicher Stärke und ziemlich schwach. Die Recti entspringen fast von einer und derselben Stelle temporal in der Orbita. Der Rectus externus und superior inserieren am Aequator, der Rectus internus und

inferior hinter demselben. Die Obliqui entspringen nahe beieinander und inserieren neben den betreffenden Recti.

Der Bulbus ist in eine zarthäutige TENONsche Kapsel eingehüllt, die mit der Sclera überall durch feine Fasern zusammenhängt.

Der Lidspalt ist bei einem toten Tier zu einem 13 mm langen und nur $2^1/_2$ mm hohen Schlitz verengt, beim lebenden ist er jedenfalls höher und wohl auch etwas länger, da sich die Nickhaut beim Schließen des Lidspaltes unter dem oberen Augenlid erhebt. Die Nickhaut ist dabei fast völlig unter dem unteren Lide hervorgetreten, wo sie dann 2 mm weit hervorragt und zwischen ihr und dem Unterlid nur eine seichte, faltenartige Einsenkung bleibt. Die Lidmuskulatur besteht aus einem horizontal über dem Spritzloch verlaufenden Retractor palpebrae superioris und einem unter ihm von dorsal-temporal nach ventral-nasal verlaufenden breiten R. palpebrae nictitantis, beide strahlen in das innere Blatt des Lides ein, so daß man das äußere abpräparieren kann, ohne die Sehnen zu durchschneiden.

Die Lage des Auges im Kopfe ist derartig, daß die Augenachse nicht nach oben, sondern vollkommen horizontal und kaum nach vorn gerichtet ist.

10. Lamna cornubica GM.

Fig. 9 und 10.

Material: Ein Auge mit der Angabe „Mittelmeer Formol". Die Konservierung ist ziemlich schlecht, sie ist offenbar erst lange nach dem Tode vorgenommen worden.

Der Bulbus hat, indem die Cornea sehr flach und wahrscheinlich eingefallen ist, etwa halbkugelige Form. Er ist ohne die Faserschicht der Sclera 56 mm lang, 50 mm hoch, seine Achse mißt 34 mm. Die Cornea ist elliptisch, doch ist entgegen dem gewöhnlichen Verhalten hier die längere Achse der Ellipse die senkrecht stehende. Diese ist 37 mm lang, die horizontale nur 29 mm. Der Hornhautscheitel liegt am konservierten Auge nur 5 mm vor dem Hornhautrande, dieser dorsal, ventral und nasal 7 mm, temporal 10 mm vor dem Hornhautrande.

Die Cornea ist am Scheitel äußerst dünn, am oberen Rande 0,5 mm, am unteren 1,8 mm, am vorderen 0,5 mm, am hinteren 1,5 mm dick.

Der Scleraknorpel ist dicht vor dem Aequator am dünnsten, nämlich dorsal 0,5 mm, ventral 0,2 mm, nasal 0,7 mm und temporal 3,6 mm dick. Zwischen Aequator und Augen-

grund erreicht er dorsal 1,6 mm, temporal 1,0 mm und nasal die ganz erhebliche Stärke von 6 mm. Nach dem Augengrunde zu verdünnt sie sich bis auf 0,9 mm, zeigt aber im Zentrum eine Verdickung auf 2,1 mm. Ventral nimmt die Sclera vom Aequator zum Augengrunde ständig an Dicke zu, bis sie, etwas übergreifend, an den Sehnerven herantritt, wobei sie bis auf 1,8 mm angeschwollen ist und in einen 0,2 mm starken Rand ausläuft. Von oben tritt die Sclera mit 1,4 mm Dicke an den Sehnerven heran. Das Loch im Scleraknorpel für den Sehnerven ist dabei nur 2,5 mm hoch

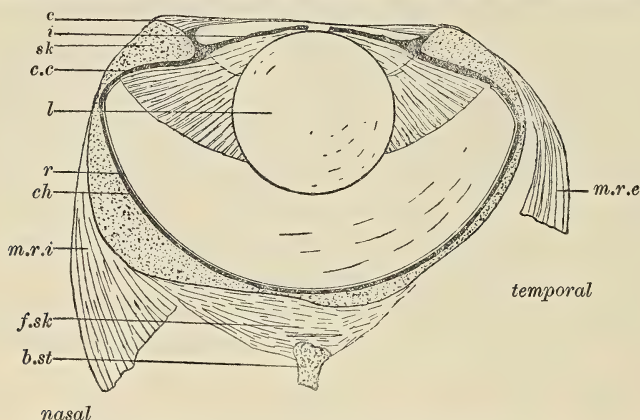


Fig. 9. Lamna cornubica, Horizontalschnitt. 1 : 1.

und wird größtenteils vom Nerven selbst ausgefüllt. Der Scleraknorpel ist mit einer am Grunde 7 mm dicken, besonders aus Tangentialfasern bestehenden äußeren Faserschicht umgeben, die sich nach dem Aequator zu bis zum Schwinden verdünnt und auch dort, wo die Augenmuskeln anliegen, fehlt.

Der knorpelige Bulbusstiel ist drehrund, von 2,8 mm Durchmesser. Er endet in eine etwa kreisrunde Platte von 6 mm Durchmesser und 2 mm Dicke mit einer 1 mm tiefen, dem Bulbus zugekehrten Einsenkung. Die Platte ist 5 mm vom Scleraknorpel entfernt und in die Faserschicht der Sclera eingebettet, die sich an der Gelenkplatte befestigt. In ihr findet sich zwischen Sclera und Stielplatte nahe der letzteren ein der Sclera parallel liegender Spaltraum. Ein kurzes Band geht von der Mitte der Platte zu der gegenüberliegenden Stelle der Spaltraumswandung. Dieses Band ist viel straffer als das den Spaltraum peripher abschließende Bindegewebe, denn es gestattet kein Gleiten des Bulbus, wie in einem gewöhnlichen Gelenk, sondern nur eine Drehung, deren Drehungsachse in den Bulbusstiel fällt.

Die Chorioidea ist sehr dünn.

Das Corpus ciliare wird durch eine 11—12 mm breite, im Bereich der Grenze von Sclera und Cornea liegende Zone von kräftigen Radiärfalten dargestellt. Dorsal findet sich eine $3^1/_2$ mm hohe wallartige, tangential liegende Erhebung der Chorioidea, die wahrscheinlich als Befestigungspunkt für das Ligamentum suspensorium lentis diente.

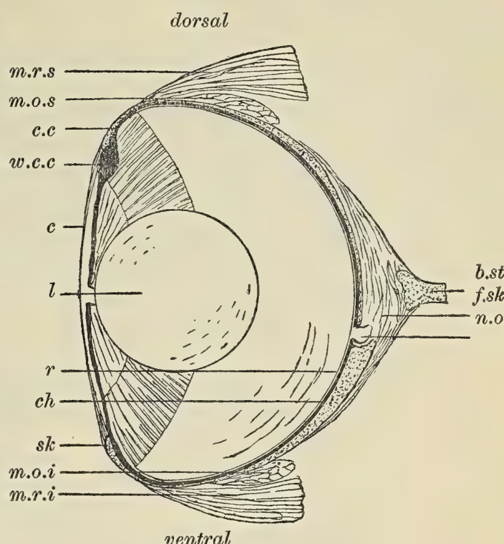


Fig. 10. Lamna cornubica, Vertikalschnitt. 1:1.

Die Iris ist vorn und hinten schwarz. Sie läßt nur eine spaltförmige, von temporal-ventral nach nasal-dorsal ziehende, 13 mm lange Pupille offen. Ihre Unterseite ist äußerst fein radiär gefältelt.

Die Linse ist fast vollkommen kugelig, ihre Achse beträgt 21,5 mm, die auf jener senkrecht stehenden Durchmesser 22,5 mm.

Der Glaskörper zeigt im Präparat einen aus einzelnen bis 2 mm dicken Schalen konstruierten Bau, ähnlich einer Zwiebel, zweifellos ein eigentümliches Produkt mangelhafter Konservierung. Freilich, auf welche Weise sich der in vivo nicht geschichtete Glaskörper in ein derartiges geschichtetes Gebilde umwandeln kann, ist mir unklar. Das entstandene Produkt erinnert übrigens auffallend an den von Hannover (35) dem Glaskörper zugeschriebeuen Bau, vielleicht auch an die Schichtung, die nach Virchow (100) dem Glaskörper des Fischauges eigen sein soll.

Der Sehnerv ist ohne Scheide 2,6 mm dick, er durchbohrt die Sclera 10 mm ventral vom Zentrum mit ausgesprochen schiefer temporalwärts gerichteter Durchbohrung.

Die Muskulatur ist sehr stark. Der Rectus externus inseriert noch vor dem Aequator an der Randverdickung der Sclera, der Rectus internus zwischen Aequator und Augengrund. Er scheint, dem Querschnitte nach zu urteilen, der stärkste Muskel zu sein. Die anderen beiden Recti inserieren am Aequator, ebenso die unter den betreffenden Recti stark nasalwärts ziehenden Obliqui.

11. **Selache maxima** (L.).

Fig. 11 und 12.

Material: Ein Auge, in Formol konserviert, aus Bergen (Norwegen).

Der Bulbus ist 63 mm lang, 59 mm hoch und ohne die eingefallene Cornea von 37 mm Achsenlänge. Die Form des Bulbus wird durch buckelförmige Verdickungen des Scleraknorpels wesentlich kompliziert. Die Cornea ist elliptisch, 29 mm lang und 26 mm hoch. Der Abstand ihres Scheitels von der Ebene des Hornhautrandes ist nicht sicher zu ermitteln. Letztere Ebene ist von der Ebene des Aequators 13 mm entfernt.

Die Cornea ist am Scheitel unmeßbar dünn, am Rande ventral 1,5 mm, sonst 0,5 mm dick.

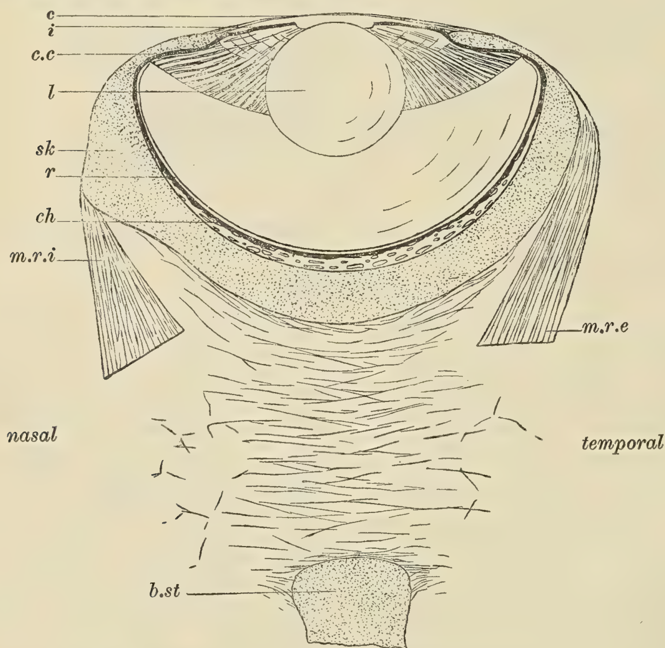


Fig. 11. Selache maxima, Horizontalschnitt. 1 : 1.

Der Scleraknorpel ist vor dem Aequator am dünnsten, nämlich dorsal 1,5 mm, ventral 1 mm, nasal und temporal 1 mm dick. Am Cornealrande ist er dorsal 2,5 mm, ventral 1,5 mm, nasal und temporal 1,75 mm dick. An der Muskelinsertion ist er dorsal 11 mm, ventral 8,5 mm, nasal 10 mm dick, wobei der Knorpel nach außen buckelig verdickt ist. Temporal fehlt diese Verdickung, die Sclera ist hier 5 mm dick. Zwischen Aequator und Augengrund beträgt die Dicke dorsal und ventral 4,5 mm,

nasal und temporal 5 mm. Im Augengrunde selbst beträgt sie 7 mm. Das Loch für den Sehnerven ist nur so groß, daß gerade der Nerv hindurch kann. Der Sehnerveneintritt bedingt keine Dickenänderung der Sclera. Durch die erhebliche Dicke des Scleraknorpels erhält das Auge eine gewisse Aehnlichkeit mit Walaugen.

Eine Bulbusstütze ist nur in rudimentärer Ausbildung vorhanden, es besteht nämlich eine dorsiventral abgeplattete, 15 mm breite und 6 mm dicke Knorpelstange, die in 3 cm Entfernung vom Scleraknorpel ohne Anschwellung endet. Zwischen ihr und dem Scleraknorpel ist das Bindegewebe derbfaserig, die Fasern liegen tangential zur Sclera. Sie stehen mit dem Knorpel der Bulbusstütze sowie mit dem der Sclera in Verbindung, verbreiten sich über die ganze hintere Sclerapartie und gehen in das gewöhnliche retrobulbäre Gewebe über. In der Nähe des Sehnerven sind die Fasern viel feiner und verlaufen diesem parallel.

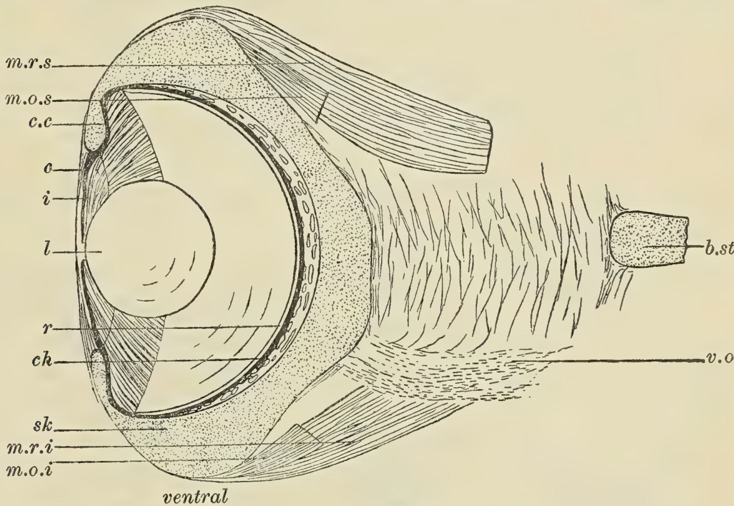


Fig. 12. Selache maxima, Vertikalschnitt. 1 : 1.

Die Chorioidea ist im Verhältnis zur Größe des Auges von mittelmäßiger Dicke, sie ist nämlich im Augengrunde 2 mm, am Aequator 1 mm dick. Eine stärker pigmentierte innere Vasculosa läßt sich von einer äußeren Suprachorioidea nicht scharf abgrenzen. Doch überwiegen außen größere, innen kleinere Gefäßquerschnitte, und auch die Pigmentierung ist innen stärker als außen.

Das Corpus ciliare ist eine dem verdickten Cornealrande der Sclera anliegende 9 mm breite Zone von kräftigen Radiärfalten, die pupillarwärts zu Bündeln von dreien oder vieren zusammentreten und äußerst schwach auf die Unterseite der Iris übertreten.

Die Iris ist gleich dem Corpus ciliare äußerst dünn. Die Pupille ist spaltförmig, horizontal liegend und 10 mm lang.

Die Linse ist fast kugelig, nur wenig abgeplattet, ihre Achse mißt 18,5 mm, ihr Durchmesser 17,0 mm. An ihrem Aequator inseriert das Zonulahäutchen.

Der Nervus opticus ist 3 mm dick, mit Scheide ist er 5,5 mm dick. Er durchbohrt die Sclera nur wenig schief von vorne nach hinten.

Von den äußerst kräftigen Augenmuskeln ist der Rectus internus der stärkste, ihm stehen die übrigen Recti nur wenig nach. Wesentlich schwächer sind die Obliqui. Alle Muskeln inserieren noch etwas vor dem Aequator, nur der Rectus internus hinter demselben.

Eine Tenonsche Kapsel ist nicht ausgebildet, das aus Tangentialfasern bestehende Bindegewebe scheint dieselbe zu ersetzen.

12. Squatina squatina (L.).

(Squatina vulgaris Risso.)

Fig. 13 und 14.

Material: Augen und Tiere aus Triest, in verschiedener Weise gut fixiert.

Der Bulbus ist beim 30,5 cm langen Tier 7,5 mm lang, 7,0 mm hoch und von 6,1 mm Achsenlänge. Die Cornea ist 4,5 mm lang und 4,0 mm hoch. Der Corneascheitel liegt 1,2 mm vor der Ebene des Cornearandes, diese 1,8 mm vor der Aequatorebene. Der Sulcus corneae ist ziemlich tief und verleiht dadurch dem Auge ein charakteristisches Aussehen.

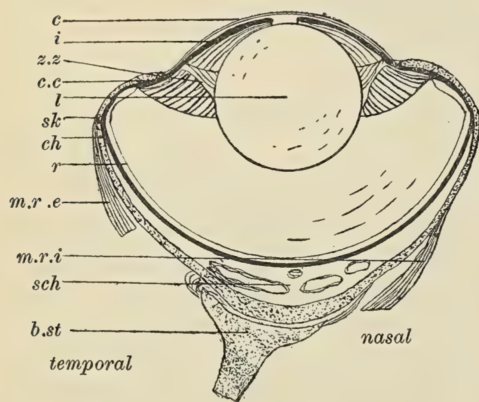


Fig. 13. Squatina squatina, Horizontalschnitt. 6,7 : 1.

Die Conjunctiva corneae ist ein 9-schichtiges Epithel, das sich in das Epithel der 4-schichtigen Conjunctiva sclerae fortsetzt. Letztere enthält viele zu Becherzellen umgewandelte Zellen.

Die Cornea hängt dorsal 1200 μ breit, ven-

tral 700 μ breit, nasal 350 μ, temporal 200 μ breit mit der Iris zusammen. Sie besteht in diesem Teile aus welligen Bindegewebsfasern und enthält Pigment. Diese histologische Beschaffenheit kommt ihr ventral sogar auf 1400 mm Breite zu. Dazwischen liegt der lamellöse Teil der Cornea. Ihre Dicke ist fast überall die gleiche, nämlich 35 μ. Sie setzt sich aus Lamellen zusammen, deren Zahl im Corneascheitel 9 beträgt. Zwischen diesen Lamellen liegen zerstreut Zellen. Eine besonders verdickte vordere Lamelle wurde nicht gefunden. Auch konnte keine Membrana Descemeti und kein Hornhautendothel gefunden werden.

Der Knorpel der Sclera ist am Aequator 100—120 μ dick, temporal jedoch wurde er nur 35 μ dick gefunden. Am Cornealrande ist er dorsal 110 μ, ventral 200 μ, nasal 100 μ, temporal 70 μ dick. Nach hinten zu nimmt er von der äquatorialen Verdünnung ab allmählich zu und ist um die fast zentral, nur wenig temporal gelegene Bulbusgelenkfläche 140 μ dick. An dieser Stelle selber ist der Knorpel im Horizontabschnitt ein wenig herausgewölbt und 300 μ dick. Der fast zentral, nur wenig nasal eintretende Nervus opticus bedingt im Skleraknorpel ein 800 μ hohes Loch, an das die Sclera von oben ohne Verdickung 80 μ dick, von unten 450 μ dick herantritt.

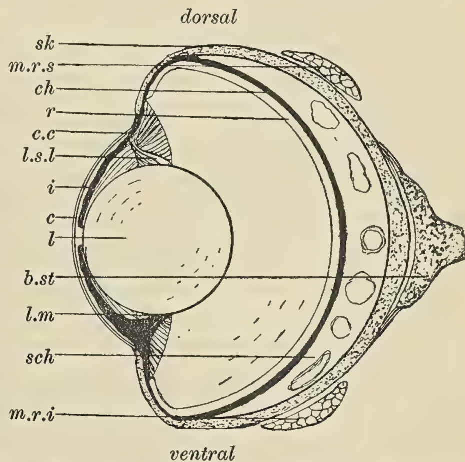


Fig. 14. Squatina squatina, Vertikalschnitt. 6,7 : 1.

Eine am Cranium befestigte Bulbusstütze tritt schräg von hinten an den Bulbus, eine 8 mm lange und 1 mm dicke Knorpelstange, die in eine kreisrunde Platte von 2 mm Durchmesser und 300 μ Dicke mit dem Bulbus zugewandter flacher Gelenkpfanne endigt. Ihr Knorpel geht allmählich in ein zellenreiches, faseriges Bindegewebe über. Dieses überzieht auch die Gelenkflächen in dünner Schicht und schließt den Spaltraum zwischen Sclera und Platte des Knorpelstiels ab, indem es zu der Sclera in dieselbe Beziehung tritt, wie zur Gelenkplatte, und verbindet sich auch mit der Tenonschen Kapsel.

Die Arteria chorioideae durchtritt mit ausgesprochen schiefer Durchbohrung die Sclera.

An der Chorioidea ist die Suprachorioidea stark entwickelt, sie ist im Augengrunde 0,5 mm dick, nach dem Aequator zu reduziert sie sich bis auf Null. Sie enthält Gefäßstämme und außerdem viele sehr große Bluträume, die nur mit Endothelwandung versehen sind. Dieselben enthalten wenige Lymphkörperchen und zahllose Blutzellen und können daher nur als Blutgefäße angesehen werden. Alle Bluträume sind von sparsamen Pigmentzellen umgeben. Viel reicher an Pigment ist die etwa 100 μ dünne Vasculosa. Sie enthält kleinere und kleinste Gefäße, die vorwiegend in meridionaler Richtung verlaufen und gleichfalls nur Endothelwandungen besitzen. Das Tapetum lucidum (Taf. XXIX, Fig. 6) zeigt sehr dicht stehende säulenförmige Pigmentzüge (*p.z*), welche nichts anderes sind als dicht mit körnigem schwarzen Pigment erfüllte Fortsätze einer außerhalb von ihnen liegenden Schicht tangential liegender Pigmentzellen (*p.z.z*). Innen liegt dem Tapetum ein einschichtiges Endothel (*e*) aus Becherzellen auf. Häufig treten Gefäße (*g*) durch das Tapetum hindurch bis an dieses Endothel, welches dann in die Gefäßwandung übergeht (*a.b* = Außenblatt der Retina).

Das Corpus ciliare wird durch eine unter dem Sclerarande liegende 1 mm breite, äußerst fein radiär gefältelte Zone dargestellt, von einer homogenen, vom pupillaren Rande aus als Zonula Zinnii zur Linse ziehenden, etwa 200 μ dicken Schicht gedeckt. Dieselbe färbt sich bei VAN GIESON-Färbung rot und geht, wie man mit Hilfe dieser Färbung erkennen kann, in ein äußerst feines, die Pars optica retinae innen bedeckendes Häutchen über, welches wahrscheinlich die Limitans interna ist.

Der Linsenmuskel wird von einer Papille getragen, die sich ventral am inneren Rande des Corpus ciliare erhebt. Zu Muskelfasern sind die stark pigmentierten Zellen des äußeren Retinablattes, zum kleineren Teile auch die wenig pigmentierten des inneren Blattes umgewandelt. Der Faserverlauf derselben ist fast ausschließlich parallel zum Cornealrande. Das Ligamentum suspensorium lentis bedingt keine Verbreiterung oder Verschmälerung des Corpus ciliare.

Die Iris ist auf der Vorderseite gelbgrau und fein braun gefleckt. Sie läßt nur eine spaltförmige, von temporal-dorsal nach nasal-ventral verlaufende, 2 mm lange Pupille frei. Sie ist etwa 40 μ dick. In ihrer obersten Schicht enthält sie goldbraune

ziemlich große Pigmentkörner, auch in ihrem Stroma enthält sie Pigment, besonders in der Umgebung der Gefäße. Von der Pars iridiaca retinae ist am ciliaren Rande der Iris noch das äußere Blatt pigmentiert, das innere pigmentfrei. Dies ändert sich an der Unterseite der Iris derartig, daß auch das innere Blatt pigmentiert wird. Die Zellen des äußeren Blattes bilden am Pupillarrande einen Komplex von Muskelfasern (der allerdings durchaus nicht auf allen Schichten erkennbar ist; die folgende Beschreibung bezieht sich auf den ventralen Irisrand). Dem Faserverlaufe nach kann man 3 Teile desselben unterscheiden: der unmittelbar am Pupillarrande gelegene fungiert als Dilatator, der nach außen folgende als Sphincter, der äußerste wieder als Dilatator. Der ganze Muskelkomplex ist etwa 20 μ lang und 50 μ dick, also dicker, als die Iris sonst ist. Daher nimmt er auch fast die ganze Dicke der Iris ein, vorn überzieht ihn nur noch eine äußerst dünne Schicht des mesoblastischen Irisanteils, und innen die Epithelzellen des inneren Retinablattes.

Von der Arteria chorioideae und der ventralen Vena chorioideae, welcher letzteren die Media fehlt, wurde konstatiert, daß sie mit schiefer Durchbohrung die Sclera passieren.

Die Linse ist wenig abgeplattet, ihre Achse ist 3,2 mm, ihr Durchmesser 3,8 mm lang. Die Linsenkapsel ist nur 19 μ dick. Von der Hornhaut wird sie durch die Iris getrennt.

Das Außenblatt der Retina ist ein sehr flaches einschichtiges Epithel. Die Außenglieder der Stäbchen des Sinnesblattes sind 35 μ lang, die Innenglieder 15 μ, die äußeren Körner bilden eine 22 μ dicke Schicht und liegen 2—3-schichtig. Die Stäbchen (Taf. XXIX, Fig. 8) sind cylindrisch, oder ihr Außenglied ist gar chorioidealwärts verdickt. Ihre Kerne sind oblong und doppelt so dick wie die Stäbchen selbst. Stets lassen sie einen inneren kürzeren dunkleren Teil von einem äußeren längeren helleren scharf abgrenzen. Von ihnen sind sehr deutlich und leicht die Zapfen zu unterscheiden. Sie sind halb so lang wie die Stäbchen und als kegelförmig, oder zusammen mit ihren stets der Limitans externa nahe liegenden rundlichen Kernen von 3-facher Stäbchendicke am ehesten als kommaförmig zu bezeichnen. Sie durchbrechen die Limitans externa, während diese ihrerseits die Stäbchen durchsetzt. Stellenweise scheinen mir in die Stäbchenschicht hineinragende Fortsätze der LANDOLTschen Keulen sichtbar zu sein, doch bin ich nie zur völligen Klarheit darüber gekommen, ob es sich nicht um den Rest eines durch das Mikrotommesser

getroffenen Stäbchens handelt. Die äußere plexiforme Schicht ist äußerst dünn und kaum bemerkbar. Die Horizontalzellenschicht ist 25 μ dick, die der übrigen inneren Körner 50 μ. Ebenso dick ist die innere plexiforme Schicht. Die Zellen des Ganglion opticum liegen zerstreut in der letzteren, sowie in der Nervenfaserschicht.

Zählungen ergaben, daß im Augengrunde auf 1 mm^2 65000 äußere Körner und 1400 Ganglienzellen entfallen. An der Retinaperipherie ist die Zahl der lichtempfindlichen Elemente nicht viel kleiner als im Augengrunde, sie beträgt 62600, die der Ganglienzellen ist sogar, wie an verschiedenen Stellen berechnet wurde, vergrößert, sie beträgt 1800.

Der Nervus opticus ist ohne Scheide 0,3 mm, mit Scheide 0,7 μ dick; er durchsetzt die Orbita in 6 mm Länge und tritt mit schiefer Durchbohrung durch die Sclera. Seine Scheide besteht aus Längsfasern. Diesem gesellen sich im Durchtrittsloch in der Sclera viele zirkuläre Fasern hinzu, die sich teils in der Chorioidea, teils im Perichondrium verlieren.

Von den Augenmuskeln inserieren die Superiores am Aequator, die Laterales hinter demselben, die Inferiores fast am Augengrunde. Die Recti entspringen nicht am Cranium direkt, sondern an der knorpeligen Bulbusstütze in 6 cm Entfernung am Auge.

Der Bulbus ist in eine sehr dünne Tenonsche Kapsel eingehüllt, die sich an der Sehnervenscheide und an der Gelenkplatte der Bulbusstütze befestigt.

Der Lid-„Spalt“ ist eine elliptische, 7 mm lange und 4,8 mm hohe Oeffnung, die von der Sclera einen ziemlich großen ringförmigen Teil sehen läßt, der ebenso wie die Iris und das Integument gefärbt ist. Muskulatur fehlt dem Lidapparate.

Das Auge liegt an der Dorsalseite des abgeplatteten Körpers und ist hier so gelagert, daß seine Achse kaum nach vorn, aber in einem Winkel von 45° aufwärts gerichtet ist.

13. Torpedo spec.

Fig. 15 und 16.

Material: Augen aus Triest, in verschiedener Weise, jedoch nur zum Teil gut, gut fixiert. Von welcher Species sie stammen, konnte ich nicht ermitteln.

Der sehr eigentümlich gestaltete Bulbus ist, von vorn gesehen, kreisförmig, mit 6 mm Durchmesser, sein vertikaler Durchschnitt zeigt etwa die Form einer Bohne, die unten zugespitzt endet, indem die kraniale Sclerapartie am Augengrunde leicht eingezogen oder, was dasselbe sagt, dorsal und ventral leicht ausgebuchtet ist. Der kleinste Abstand zwischen Corneascheitel und Sclera im Augengrunde beträgt 4 mm. Senkrecht zu dieser Linie, die wir als Achse des Auges ansehen können, liegt die Ebene des Cornearandes. Die Cornea ist kreisförmig, hat 3 mm Durchmesser und ist 0,8 mm tief. Ihr dorsaler Rand hat 1 mm, ihr ventraler 2 mm Vertikalabstand vom Bulbusrande. Ein Aequator ist dorsal in 1,4 mm Abstand von der Ebene des Cornearandes zu erkennen, ventral zieht sich die Sclera vom Cornealrande glatt hin und biegt dann erst plötzlich um.

Die Cornea hängt dorsal und ventral etwa 0,3 mm breit, seitlich jedoch gar nicht mit der Iris zusammen und enthält in diesem nicht durchsichtigen Teile auch Ringfasern, hauptsächlich aber Längsfasern. Der lamellöse Teil ist etwa 100 μ dick, am nasalen und temporalen Rande jedoch auf 200 μ verdickt.

Die Sclera zeigt keine Anschwellungen am Cornealrande, sondern verdünnt sich allmählich und läuft ziemlich spitz aus, von dem Fasergewebe der Cornea beiderseits umgeben. Man kann daher fast sagen, die Sclera gehe durch allmähliches Abnehmen des Knorpels und Zunehmen der Bindegewebsfasern allmählich in den peripheren undurchsichtigen Teil der Cornea über, und es ist beinahe nur eine künstliche Trennung, wenn man als Ende der Sclera und Anfang der Cornea die Stelle ansieht, wo der Knorpel aufhört. Nur dorsal ist der Knorpel am Cornealrande 50 μ dick. Nach dem Augengrunde zu verdickt er sich allmählich und ist an der dorsalen schwachen Ausbuchtung 300 μ, an dem ventralen Winkel 700 μ dick. Etwas ventral von der Mitte bildet er einen knopfartigen Vorsprung von 1000 μ Dicke. In dessen nächsten Umgebung ist er dorsal 200 μ, ventral 400 μ dick. An dem nasal-ventral vom Gelenkknopf befindlichen 1 mm hohen Loch für den eintretenden Nervus opticus

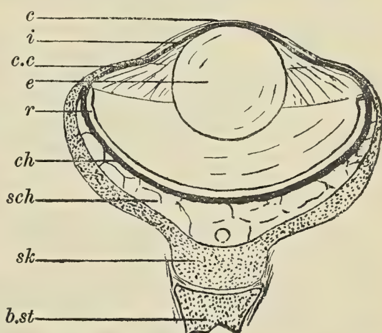


Fig. 15. Torpedo, Horizontalschnitt. 6,7 : 1.

ist er ohne besondere Verdickung dorsal 550 μ, ventral 700 μ dick. Im horizontalen Meridian nimmt der Knorpel ebenfalls ganz allmählich vom Cornealrande nach hinten zu, ist zwischen Aequator und Augengrund 400 μ dick, um die Gelenkfläche wieder auf 300 μ verdünnt.

Das Auge sitzt einer Bulbusstütze auf, die 0,75 mm dick ist, am Bulbus aber allmählich an Dicke zunimmt und 2,25 mm dick mit terminaler Aushöhlung endet. Der Knorpel der Sclera und der Bulbusstütze gehen in ein beide umhüllendes Bindegewebe über. In diesem findet sich, von ihm rings umschlossen, der als Gelenkhöhle fungierende Spaltraum. Das Bindegewebe überzieht auch die Gelenkflächen, und zwar mitunter in recht dicker Schicht. In einem Auge finde ich den Knorpel der Sclera, namentlich an der Gelenkfläche, ganz besonders aber den der Bulbusstütze dicht mit Bindegewebssepten durchsetzt.

Die Chorioidea ist sehr dick, da sie einer sehr mächtigen, unten am Sclerawinkel 2 mm dicken, am Retinarande dorsal und ventral nur etwa 0,2 mm dicken Suprachorioidea aufsitzt. Dieselbe besteht aus sehr lockerem Bindegewebe, in welchem Gefäße liegen, darunter auch sehr viele solche, die bei erheblicher Größe doch nur Endothelwandung besitzen. Pigment enthält sie nur in der Umgebung der Blutbahnen. Sie geht nach innen zu in die stark pigmentierte Vasculosa über, in welcher die Gefäße kleiner sind und dichter liegen als in der Suprachorioidea, aber denselben Bau besitzen. Das Tapetum wird dadurch gebildet, daß Pigmentzellen sich in einer Schicht sammeln und flächenartige Fortsätze im Winkel von 45° gegen die Retina in einer nach innen liegenden Schicht entsenden. Die Pigmentfortsätze stehen nicht sehr dicht, sie stellen, quergeschnitten, die bekannten säulenförmigen Pigmentzüge dar, von der Fläche gesehen erscheinen sie als breite Pigmentklexe. Die nach innen liegende Schicht enthält sehr dicht nadelförmige, gelbgraue, nicht färbbare Kristalle, die an der

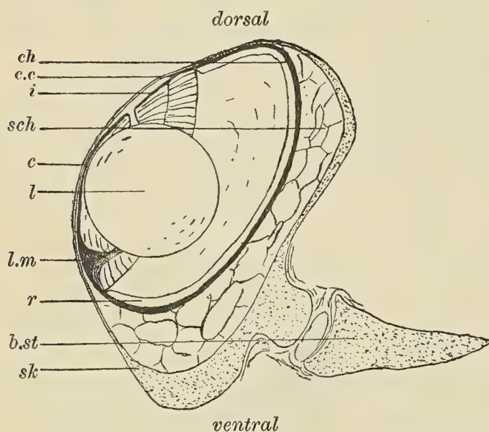


Fig. 16. Torpedo, Vertikalschnitt. 8 : 1.

Retinaperipherie den Pigmentfortsätzen parallel liegen, im Augengrunde jedoch der Retina parallel, vielleicht nur infolge postmortaler Veränderungen. Nach innen vom Tapetum liegt eine Choriocapillaris, bestehend aus kleinen plattgedrückten Kapillaren, die an einzelnen Stellen durch das Tapetum hindurch mit der Vasculosa kommunizieren.

Das Corpus ciliare ist eine 0,5 mm breite, äußerst fein radiär gefältete Zone, die im Bereich der Grenze des Scleraknorpels liegt.

Die Iris läßt nur eine spaltförmige, horizontal liegende Pupille von 1,5 mm Länge frei. Sie ist 30 μ dick.

Die Linse ist annähernd kugelig, doch deutlich abgeplattet, ihr Durchmesser ist 2,5 mm lang, ihre Achse 2,2 mm. Von der Hornhaut wird sie durch die Iris getrennt. Die Papille des Linsenmuskels liegt ventral am inneren Rande des Corpus ciliare.

Das Außenblatt der Retina ist ein flaches, unpigmentiertes, einschichtiges Epithel. Am Sinnesblatt sind die Stäbchenaußenglieder 20 μ, die Innenglieder 14 μ lang. Sie enthält nur Stäbchen, an deren Innenglied sich eine dünnere innere Hälfte von einer dickeren äußeren unterscheiden läßt. Letztere enthält stets eine dunklere Einlagerung von der Form eines in der Längsrichtung des Stäbchens gestreckten Ellipsoids. Die Schicht der äußeren Körner ist überall 2-schichtig und 15 μ dick. Eine äußere retikuläre Schicht konnte ich nicht konstatieren, obwohl sie sicher nicht fehlen wird. 2 Schichten horizontaler Fulcrumzellen sind zu erkennen, von denen die Zellen der äußeren Schicht nur hier und da erkennbar und dann stets halb oder ganz in die äußere Körnerschicht hineingerückt sind. Die Zellen der inneren Schicht sind durch sehr lange Fortsätze ausgezeichnet. Die durchschnittliche Dicke dieser Zellen beträgt 70 μ. Nach innen folgt die 20 μ dicke Schicht der inneren Körner, hierauf die 20 μ dicke, innere, retikuläre Schicht und die Nervenfaserschicht. Die Zellen des Ganglion opticum liegen zerstreut in den letzten beiden Schichten.

Die Zahl der auf 1 mm^2 entfallenden Stäbchen oder äußeren Körner — beide sind an Zahl gleich — beträgt im Augengrunde nur 21600, die der Ganglienzellen 5000. In der Retinaperipherie (dorsal) sind die Zahlen 15500 und 2500.

Der Nervus opticus ist 200 μ dick. Auch er ist innerhalb der Suprachorioidea von Pigment umgeben.

Die 6 Augenmuskeln sind sehr ungleich stark. Am schwächsten sind Rectus inferior, superior, internus und Obliquus

inferior, viel stärker die beiden übrig bleibenden. Die Obliqui sind im Verhältnis zu anderen Selachiern weit nach hinten gerutscht, sie inserieren am Rande; desgleichen am Rande inserieren Rectus inferior und superior. Die beiden lateralen Recti inserieren am Augengrunde.

Das Auge ist von einer zarthäutigen Tenonschen Kapsel umschlossen, die sich an die Gelenkplatte der Knorpelstütze ansetzt.

Der Lidspalt ist 5,5 mm lang und 4 mm hoch, die Lider sind am inneren Rande des undurchsichtigen Corneateiles festgewachsen.

14. Raja asterias de la Roche.

Material: Kopf eines 125 cm langen Tieres aus der Nordsee, ohne Konservierung, ca. 8—14 Tage p. m.

Das Auge ähnelt sehr dem von Raja batis.

Der Bulbus hat nicht die Form eines Ellipsoids, sondern er ist vorn oben und unten schräg abgestutzt; er ist 24,5 cm lang, 16 mm hoch. Die Länge der Bulbusachse beträgt am lebenden Tiere mehr als 13 mm; genauere Feststellung erlaubt das Material nicht. Die Cornea ist 20 mm lang und mindestens 6 mm hoch.

Die Sclera hört am Cornealrande temporal und nasal ohne merkliche Randverdickung auf. Hier ist sie etwa 0,2 mm dick. Von dort nimmt sie im horizontalen Meridian nach hinten zu, erreicht nasal zwischen Aequator und Augengrund 0,8 mm Dicke, ist am Augengrunde selbst 0,6 mm dick und temporal durchgehends 0,5 mm dick. Im vertikalen Meridian läuft der Scleraknorpel wie bei Raja batis ganz dünn aus, verdickt sich bis auf 0,6 mm, ist an der Umbiegungsstelle wieder auf 0,4 mm verdünnt, im Augengrunde wie im Horizontalschnitt 0,6 mm dick. Von hier verdünnt er sich ständig bis zum ventralen Cornealrande, wo er 0,4 mm dick ist. Zentral befindet sich im hinteren Teil der Sclera ein 3,6 mm dicker knopfartiger Höcker des Scleraknorpels mit Gelenkfläche. Nasal in ihr ist ein Einschnitt, bedingt durch den eintretenden Sehnerven. Die von Berger (10) beobachteten Knorpelhöhlen in der Sclera von Raja asterias finde ich nicht, wohl aber die von ihm beschriebenen Vorstadien zu ihrer Bildung, nämlich Partien im Knorpel, in denen der ursprünglich hyaline Knorpel in faserige Substanz umgewandelt erscheint. Sie liegen in dem Teile der Sclera, dem auch der Gelenkknopf angehört,

jedoch nicht der Gelenkfläche genähert, sondern der inneren Sclerafläche.

Die Cornea ist überall äußerst dünn und ohne merkliche Randverdickung. Die dünne Gefäßschicht der Chorioidea liegt einer am Augengrunde 0,5 mm, über der Gelenkplatte 1,5 mm dicken Suprachorioidea auf. Das Tapetum lucidum ist silberglänzend; seine Ausdehnung ist nicht sicher festzustellen.

Das Corpus ciliare ist nicht deutlich zu erkennen.

Die Iris ist vorn weiß pigmentiert, nasal und temporal 6 mm breit, ventral 2 mm breit, dorsal, wo sich das Operculum pupillare befinden muß, nicht erhalten.

Die Linse ist kugelig, ihr Durchmesser beträgt 8,8 mm.

Die knorpelige Bulbusstütze ist temporal vom Bulbus in der Orbita befestigt und tritt daher schief an die Sclera heran. Sie ist 20 mm lang, 7 mm breit und 1 mm dünn und endigt in eine 4 mm dicke elliptische Gelenkplatte, deren Achsen 10 mm und 5 mm lang sind, ohne Vertiefung. Makroskopisch abpräparierbares, faseriges Bindegewebe überzieht beide Gelenkflächen. Der dazwischen befindliche Spaltraum wird peripher durch schlaffes Bindegewebe, das vom Rande der Stielplatte zum Bulbus zieht und eine Art schlaffer Gelenkkapsel bildet, abgeschlossen.

Der Nervus opticus durchläuft die Orbita geradlinig 15 mm lang und ist mit Scheide 2 mm dick, ohne dieselbe 1 mm. Am Bulbus biegt er temporalwärts um, so daß er die Sclera schief durchbohrt.

Die Muskulatur ist sehr kräftig. Die Recti entspringen, einen Kegel bildend, zugespitzt, noch etwas temporal vom Ursprung der Bulbusstütze. Unter ihnen liegt nur der Rectus superior samt seinem Ursprung dorsal von der Bulbusstütze, die übrigen ventral. Der starke Rectus superior inseriert etwa mitten zwischen Cornealrand und Augengrund noch unter dem festgewachsenen oberen Augenlid, dicht hinter der Umbiegungsstelle der Sclera. Der viel schwächere Rectus inferior inseriert an der entsprechenden Stelle ventral. Der gleichfalls schwache Rectus externus inseriert etwa in gleicher Entfernung vom Cornealrande, der schwächste Rectus internus noch etwas mehr dem Augengrunde genähert. Der Obliquus superior, der zweitstärkste Muskel, entspringt zugespitzt nasal vom Bulbus aus am Cranium, in gleicher Höhe wie die Recti. Er inseriert neben dem Rectus superior. Der Obliquus inferior entspringt viel weiter ventral am Cranium, dort, wo die Seitenwand des Craniums in das Mundhöhlendach übergeht. Er ist der

stärkste Muskel und inseriert ventral am Bulbus, der Gelenkplatte genähert.

Beide Augenlider sind am peripheren undurchsichtigen Corneateile angewachsen, das obere wie der Körper graugelb gefärbt, das untere weißlich, beide ohne makroskopisch erkennbare Hautzähnchen.

Das Auge befindet sich in einer derbhäutigen Tenonschen Kapsel.

Die Lage des Auges im Kopfe ist ähnlich wie bei den Fröschen, d. h. das auf der Dorsalseite des Tieres gelegene Auge ragt mit seiner oberen Hälfte so weit aus der Körperoberfläche heraus, daß die Augenachse nicht nach oben, sondern horizontal gerichtet sein kann. Sie ist außerdem rein lateral, nicht nach vorn gerichtet.

15. Raja batis L.

Fig. 17 und 18.

Material: 2 Augen eines in Formol konservierten Tieres von 51 cm Länge aus Bergen, beide etwas deformiert, wahrscheinlich durch mechanischen Druck von außen her.

Der Bulbus hat etwa die Gestalt eines Rotationsellipsoids, dem von vorn-oben her ein größeres, von vorn-unten her ein kleineres Segment weggestutzt worden ist. Er ist 13,5 mm lang, 10 mm hoch und von 9 mm, mit Gelenkknopf 10 mm Achsenlänge. Der Hornhautrand liegt schief zum Aequator. Sein Abstand von ihm, senkrecht zur Aequatorebene gemessen, beträgt nämlich dorsal 4,5 mm, ventral aber nur 2,5 mm. Parallel zur Aequatorebene gemessen, ist der dorsale Cornearand 5,5 mm von der Höhe des dorsalen Aequatorteiles, der ventrale 0,5 mm vom ventralen Aequatorteile entfernt. Die kleine Cornea, soweit sie nicht vom festgewachsenen Lidrande bedeckt ist, ist elliptisch, 7 mm lang und 3,5 mm hoch. Der Corneascheitel ist 8 mm vom dorsalen Aequatorteil und 6 mm von der Aequatorebene entfernt.

Die Conjunctiva corneae ist 20-schichtig, die unterste Schicht besteht aus polygonalen Zellen, die folgenden aus flacheren. die vorderste aus äußerst flachen Pflasterzellen.

Die Cornea hängt mit der Iris dorsal durch ein Ringfaserbündel von 120 μ Durchmesser zusammen, ventral haftet sie 1500 μ, nasal und temporal 60—65 μ breit an der Iris, nasal und temporal 720 μ breit. Sie besteht in dieser der Iris anliegenden Zone aus wellenförmig verlaufenden Bindegewebsfasern,

enthält auch einige Pigmentzellen und ist vom festgewachsenen Lidrande bedeckt. Nach innen davon liegt der lamellöse Teil. Die Dicke der Cornea beträgt im Scheitel 65 μ, am Rande dorsal und ventral 180 μ, nasal und temporal 200 μ. Die Zahl der Lamellen beträgt im Scheitel der Cornea 12, die vorderste ist von besonderer Dicke.

Eine Membrana Descemeti fehlt, dagegen scheint der Cornea immer ein sehr feines Häutchen anzuliegen, dessen zellige Natur nicht nachgewiesen werden konnte.

Der Scleraknorpel ist am Cornealrande dorsal 30 μ, nasal 20 μ, temporal 30 μ, ventral 100 μ dick. Vom Cornealrande aus verdickt er sich kranialwärts ständig und ist im Augengrunde 200—230 μ dick. Nur dorsal findet sich eine äquatoriale Verdünnung, der Scleraknorpel ist hier 85 μ dick. Etwas ventral vom Zentrum liegt eine etwas herausgewölbte, auf 1000 μ verdickte Region des Knorpels mit elliptischer Gelenkfläche an der kranialen Seite, 3 mm hoch und 5 mm breit. In ihr ist nasal ein Einschnitt, bedingt durch das $1^1/_2$ mm hohe Loch für den eintretenden Sehnerven.

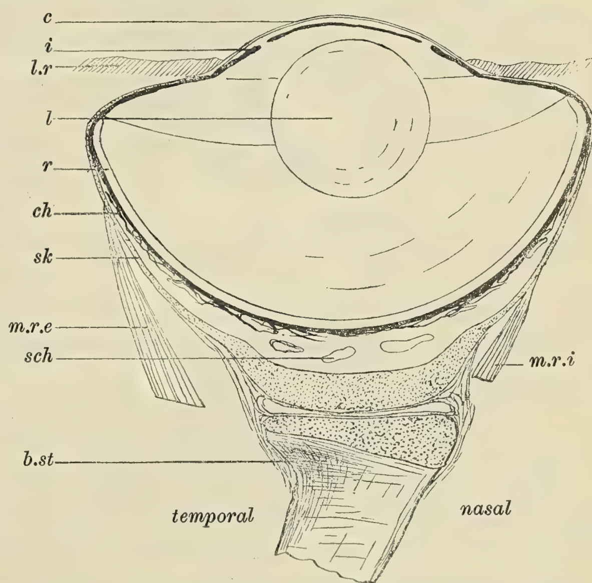


Fig. 17. Raja batis, Horizontalschnitt. 5 : 1.

Die knorpelige Bulbusstütze ist 1 mm dick und tritt schräg von hinten an den Bulbus mit einer elliptischen Gelenkplatte, die $2^1/_2$ mm hoch, 5 mm lang und durchschnittlich 1 mm dick ist und nicht mit ihrem Zentrum, sondern mit ihrem dorsalen Rand am Knorpelstiel sitzt. Wie in der Gelenkfläche des Bulbus, so findet sich auch in der Gelenkplatte ein Einschnitt für den Sehnerven. Zwischen ihr und der Sclera ist ein vollkommen durch lockeres Bindegewebe begrenzter Spaltraum.

Die Chorioidea besteht aus einer am Augengrunde 0,5 mm dicken, nach vorn zu bis zum Schwinden verdünnten, fast pigmentfreien Suprachorioidea, die Gefäßstämme, einige Kapillaren und viele sehr große Bluträume mit bloßer Endothelauskleidung enthält, aus einer stark pigmentierten, dünnen Vasculosa und aus dem Tapetum, dessen charakteristischer Bau allerdings infolge des mangelhaften Erhaltungszustandes nicht erkannt werden konnte.

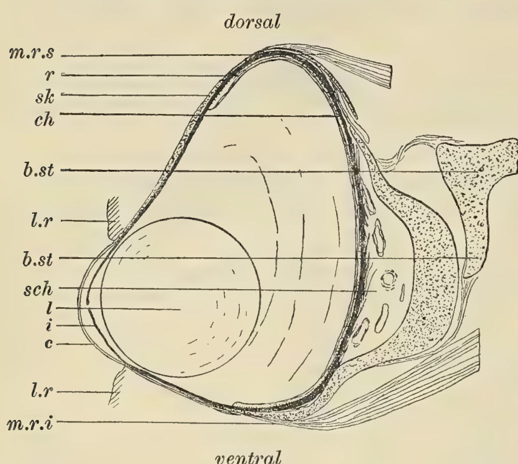


Fig. 18. Raja batis, Vertikalschnitt. 5 : 1.

Ein Corpus ciliare sah ich bei makroskopischer Betrachtung infolge mangelhafter Erhaltung nicht, an Schnitten aber konstatierte ich Falten, und zwar dorsal vor der Mitte und dem Ende der Knorpelanschwellung zwischen Aequator und Cornealrand, ventral vor letzterem.

Eine Papille, die zweifellos den Linsenmuskel trägt, finde ich ventral im Bereiche des fibrösen Teiles der Cornea.

Die Iris ist vorn schwarz. Sie läßt eine ventral halbkreisförmig begrenzte Pupille von 4 mm Breite und 2,5 mm Höhe offen, die von oben her durch das bekannte Operculum pupillare der Rochen geschlossen wird. In ihrer äußersten Schicht liegen ventral flach liegende bräunliche Pigmentzellen, dazwischen klumpenartige schwarze Pigmentanhäufungen, die dorsal überwiegen. Von der Pars iridiaca retinae hat das innere Blatt stets den Charakter eines stark pigmentierten Epithels. Das äußere Blatt verdickt sich an der Unterseite der Iris sehr stark. Am Pupillarrande bildet es einen kleinen Sphincter. Was seine Beschaffenheit unter dem Operculum betrifft, so bin ich darüber nicht völlig ins klare gekommen, da die Konservierung nicht ausreichend ist. Größtenteils scheint es trotz seiner Höhe Epithelcharakter zu behalten. Wo aber am Rande Muskelfasern vorhanden scheinen, da scheinen sie das Operculum verkürzen zu können. Viele kleine Blutgefäße verlaufen im Operculum, namentlich an seiner unteren Seite.

Die Linse ist kugelig, ihr Durchmesser beträgt 3,8 mm.

Das Epithel der Retina ist sehr flach, einschichtig und unpigmentiert. Das Sinnesblatt läßt die gewohnten Schichten erkennen. Die Außenglieder der Stäbchenschicht sind 30 μ lang, die Innenglieder 15 μ lang. Die lichtperzipierenden Elemente stehen nicht sehr dicht, so daß ihre gestreckten Kerne, die äußeren Körner, nur in einer einzigen Schicht von 15 μ Dicke liegen. Nur 5 μ dick ist die äußere plexiforme Schicht, dann folgen die horizontalen Fulcrumzellen in 15 μ Dicke, die inneren Körner in 18 μ dicker Schicht und die 45 μ dicke innere plexiforme Schicht. Die Nervenfaserschicht variert in ihrer Dicke je nach der Entfernung vom Nervus opticus. Die Zellen des Ganglion opticum liegen zerstreut in den letzten beiden Schichten.

Auf 1 mm^2 Netzhaut entfallen im Augengrunde nur 10800 äußere Körner und 1500 Ganglienzellen, in der Peripherie (ventral) sogar nur 7600 äußere Körner, dafür aber 2000 Ganglienzellen, also mehr als im Augengrunde.

Der Nervus opticus ist 0,4 mm dick, die Längsfasern seiner Scheide gehen in das Perichondrium des Sclera-knorpels über.

Die Insertionen der Bulbusmuskeln, die Tenonsche Kapsel, der Lidapparat des Auges von Raja batis verhalten sich genau wie bei Raja asterias, so daß sich eine eingehende Beschreibung erübrigt.

Die Richtung der Augenachse ist fast völlig lateral und rein horizontal, indem die Dorsalfläche der Mitte des Kopfes zwischen beiden Augen mit dem oberen Augenrande, die Seiten des Kopfes mit dem unteren Augenrande in gleicher Höhe liegen.

Beide Augenlider sind am undurchsichtigen, peripheren Teile der Cornea angewachsen. Sie sind gleich dem Körper graugelb gefärbt und nicht mit makroskopisch erkennbaren Hautzähnchen bedeckt.

C. Tiefenselachier.

Zu den Tiefenselachiern rechne ich Laemargus, Chimaera und Spinax, da diese sich sämtlich in großen Meerestiefen aufhalten. Zwischen den Augen von Chimaera und Spinax besteht sehr große Aehnlichkeit. Das Auge von Laemargus weicht jedoch in seinem Baue wesentlich von jenen ab.

16. **Laemargus carcharias** (O. F. Müller).

(Laemargus borealis Flemming.)

Fig. 19 und 20.

Material: Ein Auge (nur Sclera, Suprachorioidea, Sehnerv, Muskeln, Bulbusstütze).

Der Bulbus ist etwa kugelig, in horizontaler Richtung 40 mm, in vertikaler 44, in der Richtung der Achse 33 mm lang, natürlich ohne die Cornea, die an dem mir zur Verfügung stehenden Bulbus fehlt. Die Form des Bulbus wird wesentlich dadurch kompliziert, daß die Augenmuskeln an buckelartigen Vorwölbungen des Scleraknorpels inserieren; denn der Scleraknorpel ist für die Form des Bulbus maßgebend, da er hier wie immer außen nur von einem sehr dünnen Perichondrium überzogen wird. Die Cornea scheint höher als breit gewesen zu sein, nämlich 23 mm hoch und nur 16 mm breit.

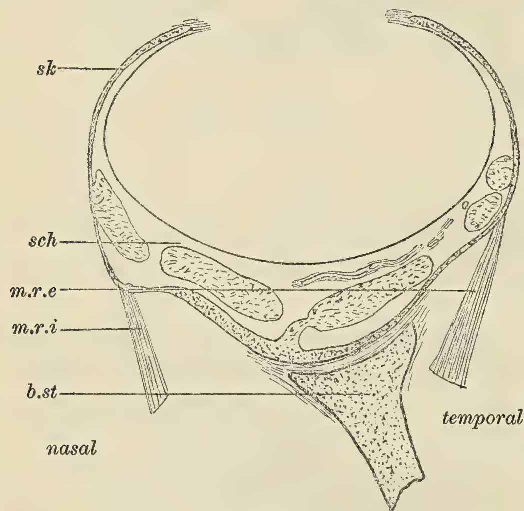


Fig. 19. Laemargus carcharias, Horizontalschnitt. 1,3 : 1.

Die Dicke des Scleraknorpels ist vor dem Aequator am geringsten, sie beträgt hier dorsal, nasal und temporal 0,2—0,3 mm, ventral ist sie noch geringer. Am Cornealrande ist der Scleraknorpel dorsal 0,6, ventral und nasal 0,3, temporal 0,5 mm dick. Zwischen Aequator und Augengrund beträgt die Knorpeldicke dorsal trotz aller Krümmungen konstant 0,6 mm, ventral ist sie äußerst gering, nasal und temporal wieder 0,6 mm. Zentral befindet sich eine gelenkige, wenngleich mit Bindegewebe überzogene Fläche von Ellipsenform, deren Durchmesser 20 und 16 mm betragen, so zwar, daß die größere Achse fast senkrecht, ein wenig von vorn-oben nach hinten-unten geneigt ist. Die Dicke der Sclera an dieser Gelenkplatte beträgt 2,0 mm.

Die Bulbusstütze ist über 5,7 mm lang und endet am Bulbus in eine ausgehöhlte Platte, die nicht in voller Größe erhalten ist. Ihre größten Ausdehnungen betragen mindestens 15 und 8 mm. Der Knorpelstiel ist kranial drehrund mit 3 mm Durchmesser, an der Gelenkplatte aber dorsiventral abgeplattet.

Die Gefäßschicht der Chorioidea und das Tapetum sind nicht erhalten. Als Suprachorioidea haben wir das mächtig entwickelte, nach innen vom Scleraknorpel gelegene Gewebe aufzufassen. Dasselbe besteht zum Teil aus Bindegewebe, das die Gefäßstämme enthält, zum größeren Teil aber aus dicken, platten Knorpelstücken, deren Knorpel mit dem Knorpel der Sclera stellenweise in Verbindung steht. Histologisch unterscheidet sich dieser Knorpel von dem der Sclera durch das Auftreten vieler Kanälchen in ihm und in den äquatorialen Partien des Auges durch radiäre Faserung. Jene Kanälchen bilden kleine, untereinander nicht kommunizierende, stern- oder spinnenförmige Systeme, deren wahrscheinlich jedes eine Zelle mit ihren Fortsätzen enthält. Das Auftreten von Knorpel in dieser Schicht bei Laemargus und die Festigkeit, mit der sie wie bei allen Arten, denen sie zukommt, am Scleraknorpel haftet, während die Gefäßschicht leicht abtrennbar ist, würde ihre Hinzurechnung zur Sclera mindestens ebensogut gerechtfertigt erscheinen lassen wie ihre Hinzurechnung zur Chorioidea, wenn sie nicht Gefäße enthielte. Das Auge erhält dadurch eine gewisse Aehnlichkeit mit dem Walauge.

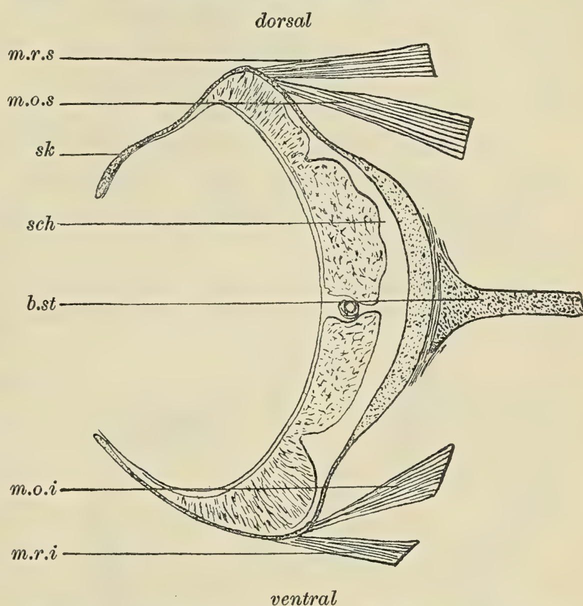


Fig. 20. Laemargus carcharias, Vertikalschnitt. 1,3 : 1.

Der Sehnerv ist mit seiner längsfaserigen Scheide 4 mm dick, ohne dieselbe 2 mm.

Die Musculi recti entspringen am Knorpelstiel in 40 mm Entfernung vom Bulbus, nur vom Rectus inferior kann dies nicht mit Bestimmtheit angegeben werden, da sein Ursprung nicht erhalten ist. Sie sind 80 mm lang und inserieren hinter dem Aequator, nur der Rectus superior am Aequator. Die Obliqui, von denen nur die Insertionen erhalten sind, überdecken die Insertionen der Recti. Alle Muskeln sind gleich stark.

17. Spinax spinax L.

(Spinax niger Bonap.)

Fig. 19 und 20.

Material: Augen aus Bergen, gut fixiert in Alkohol-Formol-Eisessig. Das Tier, dessen Bulbus den Messungen zu Grunde lag, ist, nach einem Vergleichsexemplar aus dem Museum zu urteilen, 39 cm lang gewesen.

Der Bulbus hat fast genau die Gestalt eines vollkommenen 3-achsigen Ellipsoids, indem ein Sulcus corneae kaum ausgeprägt ist. Die Länge des Bulbus beträgt 17,5 mm, seine Höhe 16,5 mm, die Achse mißt 13,3 mm. Die Cornea ist 13,5 mm lang, 11,0 mm hoch und 2,0 mm tief. Der Aequator liegt 3 mm hinter dem Cornealrande. Die Conjunctiva ist vor der Cornea 6-schichtig, die vorderste Schicht aus äußerst flachen Zellen, die hinterste aus polygonalen Zellen. Die Conjunctiva sclerae ist 4-schichtig.

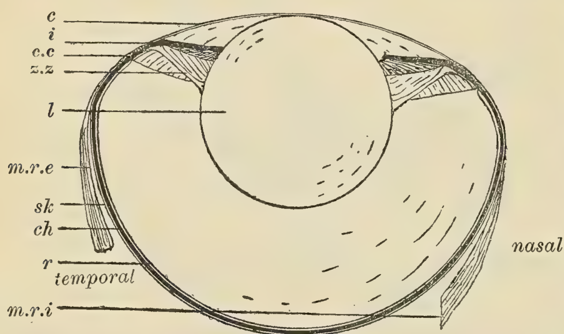


Fig. 21. Spinax spinax, Horizontalschnitt. 3 : 1.

Die Cornea bildet dorsal vor dem Sclerarande ein ihr innen anliegendes Ringfaserbündel von 140 μ Dicke, welches mit der Iris zusammenhängt. Ventral liegt sie der Iris etwa 200 μ breit an, sie besteht in diesem Teile aus fast ganz lamellenartigem, kaum noch gewelltem Bindegewebe. Nasal und temporal hängt sie mit der Iris 700 μ breit zusammen und ist hier ebenso wie ventral gebaut. Die ganze Cornea ist sehr dünn. Am Rande ist sie, abgesehen von dem Ringfaserbündel, dorsal 50 μ, ventral

70 μ, nasal und temporal etwa 160 μ dick, am Scheitel beträgt ihre Dicke 45 μ. Sie besteht hier aus 8—9 Lamellen, die häufig miteinander in Faseraustausch treten. Die vorderste Lamelle ist von besonderer Dicke. Eine Membrana Descemeti und ein Corneaendothel scheinen zu fehlen.

Der Scleraknorpel ist gleich der Cornea sehr dünn, er ist jedoch außen von einer verhältnismäßig dicken Bindegewebsschicht überzogen. Im Aequator ist er dorsal 45 μ, ventral 35 μ, nasal 25 μ, temporal 30 μ stark. Am Cornealrande ist er dorsal 130 μ, ventral 70 μ, nasal 60 μ, temporal 50 μ dick. Im horizontalen Meridian nimmt er dorsal nach hinten allmählich an Dicke zu und hat im Augengrunde 80 μ erreicht. Aehnlich ventral, sowie im horizontalen Meridian. An die 2 mm unter dem Zentrum gelegene Eintrittsstelle des Nervus opticus, ein 2 mm hohes Loch im Scleraknorpel, tritt dieser von oben 160 μ, von unten 100 μ stark heran.

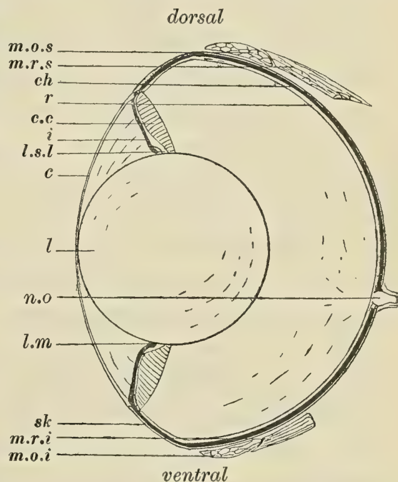


Fig. 22. Spinax spinax, Vertikalschnitt. 3 : 1.

Daß eine Bulbusstütze vorhanden wäre, wird durch nichts wahrscheinlich gemacht.

Eine Suprachorioidea fehlt. Die Vasculosa der Chorioidea ist äußerst dünn, sie ist nämlich durchschnittlich 10—30 μ dick, so daß sie meist nur sehr wenigen, ganz flach gedrückten Gefäßen Platz läßt und stellenweise sogar auf eine einzige dünne, pigmenthaltige Schicht reduziert ist. Nur um den eintretenden Sehnerven finde ich etwas größere Gefäße, ebenso ventral zwischen Aequator und Iris. Vom Tapetum lucidum, welches dorsal bis auf 1,5 mm, seitlich auf 1 mm, ventral nur auf 5 mm an das Corpus ciliare heranreicht, sieht man an der Retinaperipherie die bekannten säulenförmig angeordneten Pigmentzüge, richtiger flächenartige Pigmentfortsätze, die bei dieser Art sehr dünn sind, aber sehr dicht stehen. Im Netzhautzentrum fehlen diese Pigmentfortsätze gänzlich, und hier finde ich im mikroskopischen Präparat tangential liegende Blättchen, ähnlich denen bei Chimaera.

Das Corpus ciliare ist eine 1—$1^1/_2$ mm breite, der Grenze

von Sclera und Cornea anliegende Zone, von äußerst feinen, schwer erkennbaren Radiärfalten, bedeckt von einem feinen, gelatinösen Häutchen, das vom pupillaren Rande des Corpus ciliare aus sich auf den Glaskörper fortsetzt, an diesem befestigt ist und sich zum Linsenäquator begibt.

Die Iris ist, von vorn gesehen, schwarz, dorsal und ventral 1,5 mm, seitlich 3 mm breit und durchschnittlich 210 μ dick. Die Vorderfläche wird von einem Plattenepithel bedeckt. Auf dieses folgt eine Schicht mit klumpenförmigen Pigmentzellen, darauf eine mit flächenartigen, mit Fortsätzen versehenen Pigmentzellen, deren Pigment körnig ist. Das Retinaepithel überragt die Iris dorsal ein wenig und bildet einen kleinen Sphincter. Das Corpus ciliare ist dorsal eine etwa 3 mm lange Strecke nach innen um das Doppelte verbreitert, so daß es fast den Pupillarrand erreicht. Von hier zieht das besprochene gelatinöse Häutchen, verstärkt und fester an den Pigmentzellen haftend, zur Linse als Ligamentum suspensorium lentis. Ventral findet sich eine ganz entsprechende Verbreiterung des Corpus cililare, es erreicht hier, samt dem ihm aufliegenden Häutchen, den am Pupillarrande liegenden Linsenmuskel. Die Iris biegt hier um etwa $^1/_2$ mm gegen den Glaskörperraum um. Hier ragt auch, wie an den übrigen Stellen der Iris, das Pigmentepithel nach der Pupille zu, über den mesoblastischen Teil der Iris hinaus und bildet einen Muskel, der sich jedoch an der Linse, etwa vor ihrem Aequator festsetzt und daher hier nicht als Sphincter oder Dilatator, sondern als Linsenmuskel aufgefaßt werden muß. Er ist stärker als die übrige Irismuskulatur entwickelt, als Linsenmuskel aber ist er verhältnismäßig schwach. Er wird nur von den Zellen des Außenblattes der Pars iridiaca retinae gebildet, während die Zellen des Innenblattes epithelartigen Charakter tragen. Die Muskelfasern sind, wie es nach Meridionalschnitten scheint, in 2 Portionen einteilbar, von denen die der Linse zunächst liegende aus Radiärfasern, die entferntere aus zirkulären Fasern besteht. Die Befestigung der Fasern an der Linse, dicht vor ihrem Aequator, geschieht vermittelst des hier sehr verkürzten gelatinösen Häutchens.

An der Grenze dieses Häutchens gegen den Glaskörper wurde eine aus Zellen bestehende Masse, ähnlich einem mit Endothelwandung versehenen Blutgefäße, gefunden, nur daß die den Blutkörperchen entsprechenden Zellen sich von den echten Blutkörperchen des Tieres wesentlich unterscheiden.

Die Linse ist fast vollkommen kugelig, Durchmesser und

Achse betragen 8,0 bezw. 7,2 mm. Die Linsenkapsel ist 27 μ dick. Der vordere Linsenpol berührt den Hornhautscheitel.

Das Außenblatt der Retina ist ein sehr flaches, völlig unpigmentiertes Epithel. Am Innenblatt fällt besonders die ungewöhnliche Größe aller Zellkerne auf, der äußeren Körner, mehr noch der inneren und besonders der Ganglienzellenkerne. Die Außenglieder der Stäbchen sind 16 μ lang, ebenso die Innenglieder. Zapfen konnten neben den Stäbchen nicht unterschieden werden. Die äußeren Körner liegen an der Peripherie dorsal und ventral 2—3-schichtig, im Augengrunde 6—8-schichtig; unter ihnen lassen sich Kerne von zweierlei verschiedener Art unterscheiden, nämlich kleinere, die sich mit Eisenhämatoxylin gleichmäßig dunkel färben, und größere, hellere. Letztere treten in der Peripherie ausschließlich auf, im Augengrunde ist die Zahl beider gleich. Vielleicht dürfen wir daher die dunkleren als Zapfenkerne, die helleren als Stäbchenkerne ansehen. Die Dicke der äußeren Körnerschicht beträgt im Augengrunde 60 μ. Außerordentlich dünn ist die äußere, plexiforme Schicht. Eine gesonderte Schicht horizontaler Fulcrumzellen fehlt. Die inneren Körner liegen im Augengrunde 3-schichtig, peripher 2-schichtig; sie nehmen eine im Augengrunde 30 μ dicke Schicht ein. Die innere plexiforme Schicht ist 30 μ dick. Fast alle Zellen des Ganglium opticum liegen in der inneren plexiformen und in der Nervenfaserschicht.

Auf 1 mm^2 entfallen im Augengrunde 132000 lichtempfindliche Elemente und 900 Ganglienzellen, in der Peripherie 36000 lichtempfindliche Elemente und 200 Ganglienzellen.

Der Nervus opticus ist 0,75 mm dick. Seine dünne Scheide besteht vorwiegend aus Längsfasern, die in die Tenonsche Kapsel, sowie in das Perichondrium der Sclera übergehen.

Die Tenonsche Kapsel ist überall mit der Sclera durch feine Fasern verbunden. Vorn geht sie in die Propria der Conjunctiva sclerae über.

Die Augenmuskeln sind ebenso wie der Linsenmuskel schwach entwickelt. Der Rectus internus inseriert hinter, der Rectus externus vor dem Aequator, die Superiores und Inferiores am Aequator, die Insertionen der Obliqui sind von den betreffenden Recti teilweise überdeckt.

Der Lidspalt mißt, nach dem im Museum befindlichen Tiere berechnet, 21 mm Länge und 10 mm Höhe.

Die Lage des Auges ist derartig, daß seine Achse vollkommen lateral und horizontal gerichtet ist.

18. Chimaera monstrosa L.

Fig. 23 und 24.

Material: 2 Augen aus Bergen, fixiert in Formol-Alkohol-Eisessig. Das Tier war, nach einem Vergleichsexemplar aus dem Museum zu urteilen, etwa 70 cm lang.

Der Bulbus hat fast völlig die Gestalt eines 3-achsigen Ellipsoids. Er ist 35 mm lang, 31 mm hoch, die Bulbusachse 24 mm lang. Die Cornea stellt eine 27,5 mm lange und 21,6 mm hohe Ellipse dar. Ihr Scheitel liegt 2 mm vor dem Hornhautrande im horizontalen, 1,5 mm vor dem Hornhautrande im vertikalen Meridian. Der Aequator liegt 6 mm hinter dem seitlichen, 9 mm hinter dem oberen und unteren Cornealrande. Von einer Aequator-„Ebene“ kann man also hier nicht sprechen. Die Cornea hängt

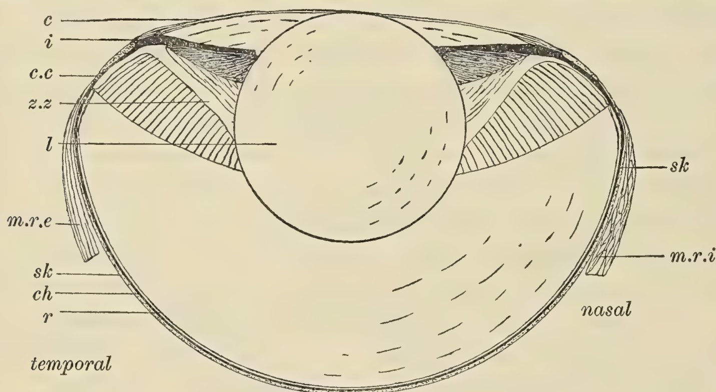


Fig. 23. Chimaera monstrosa, Horizontalschnitt. 2 : 1.

peripher mit der Iris zusammen und bildet dadurch mit ihr ein dorsal 1 mm, ventral 2,5 mm, nasal 0,5 mm, temporal noch weniger breites Ligamentum annulare. Sie enthält in diesen Teilen, namentlich ventral und nasal, auch zirkuläre Fasern. Im übrigen besteht dieser Teil dorsal und ventral aus feinen, welligen Radiärfasern. Dazwischen befindet sich der lamellöse Teil der Cornea, der nasal und temporal bis an den Rand der Sclera heranreicht. Er besteht aus etwa 40 Lamellen, unter denen stets dünnere mit dickeren regelmäßig abwechseln. Die Dicke der Cornea beträgt im Scheitel 150 μ, am Rande dorsal und ventral dürfte sie ebenso dick sein, was ich infolge ihrer starken lamellösen Zerklüftung in den Präparaten nicht sicher entscheiden kann. Nasal ist sie auf 600 μ, temporal auf 300 μ verdickt.

Der S k l e r a k n o r p e l ist äußerst dünn und außen von einer, ihm an Dicke etwa gleichkommenden Faserschicht überzogen. Die Dicke des Scleraknorpels beträgt im Aequator dorsal 200 μ, sonst 100 μ, am Cornealrande ist er dorsal auf 350 μ, ventral auf 210 μ, nasal auf 200 μ, temporal auf 260 μ verdickt. Vom Aequator bis zum Augengrunde ist sie im einen Auge im Horizontalschnitt durchgehends 50—70 μ dick, im anderen im Vertikalschnitt 90 bis 100 μ. Es kommen also individuelle Variationen vor, denn sonst müßten die für die Dicke im Zentrum des Augengrundes von 2 verschiedenen Augen erhaltenen Zahlen übereinstimmen. An das nur sehr wenig nasal vom Zentrum gelegene Loch von 5 mm Höhe für den durch den Knorpel hindurchtretenden Nervus opticus tritt die Sclera von oben 200 μ dick, von unten ohne Verdickung 70 μ dick heran. Der ganze Scleraknorpel ist außen von einer äußeren Faserschicht bedeckt, die dem Knorpel an Dicke etwa gleichkommt.

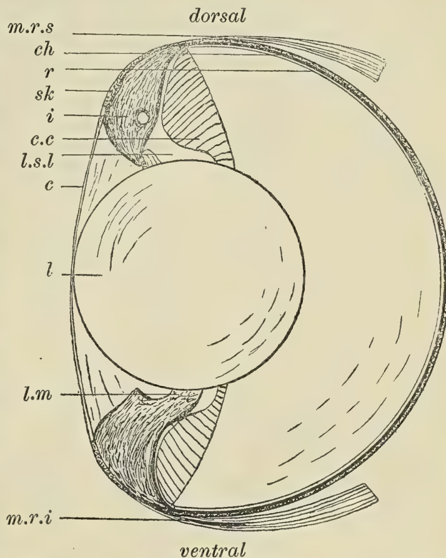


Fig. 24. Chimaera monstrosa, Vertikalschnitt. 2 : 1.

Daß eine Bulbusstütze vorhanden wäre, wird durch nichts wahrscheinlich gemacht. LEYDIG (56) erwähnt davon auch nichts.

Die C h o r i o i d e a weicht in ihrem Bau insofern von den übrigen Selachiern ab und ähnelt der von LEYDIG (58) beschriebenen Chorioidea des Störes, als sich nach innen vom Tapetum eine C h o r i o c a p i l l a r i s befindet, eine etwa nur 6 μ dicke Schicht, in der sich, durch Zwischenräume voneinander getrennt, kapillare Gefäße befinden, die plattgedrückt sind und mit ihrer Dicke die ganze Schichtdicke einnehmen.

Auf diese Choriocapillaris folgt das T a p e t u m l u c i d u m. Es hört dorsal in 1 mm, nasal und temporal in 1,5 mm, ventral in 5 mm Entfernung vom Corpus ciliare auf. Von LEYDIG (56) wird es als schön-glänzend beschrieben. Es scheint bei makroskopischer Betrachtung am fixierten Auge aus kleinen, sehr stark

silberglänzenden Blättchen zu bestehen, die an der Innenseite der Chorioidea, zum Teil auch der Außenseite der Retina anhaften. Hierbei ist zu bemerken, daß bei der Lostrennung der Retina nicht, wie bei anderen Arten, das Retinaepithel an der Chorioidea haften bleibt, sondern daß vielmehr mit der Retina auch das Retinaepithel, die Choriocapillaris und zum Teil das Tapetum mitabreißen. Am dichtesten liegen die Silberplättchen auf einem breiten, die Mitte des Auges einnehmenden horizontalen Streifen, der vom oberen und unteren Retinarande 10 mm, vom vorderen und hinteren 2 mm entfernt ist. Hier liegen sie so dick, daß sie nach Lostrennung der Retina plus Choriocapillaris sowohl diese als auch die Chorioidea in ununterbrochener Lage decken können, während sie weiter peripher entweder nur der Retina oder nur der Chorioidea anhaften. Was den mikroskopischeu Bau des Tapetums betrifft, so besteht die den Silberglanz abgebende Lage aus tangential liegenden, feinen, nicht färbbaren Blättchen, die in einer Schicht großer, rektangulärer Zellen enthalten sind und im Schnitt als Striche erscheinen. Dahinter befinden sich die von anderen Augen her bekannten, im Durchschnitt rechteckigen Zellen, deren Protoplasma nicht färbbar ist und deren zellige Natur bei dieser Art durch zuweilen in ihnen liegende Zellkerne nachweisbar ist. Zwischen diese Zellen schieben sich pigmentierte Fortsätze der dahinter liegenden schwarz pigmentierten Schicht, der Gefäßschicht. Die Fortsätze sind ziemlich schmal und stehen nicht sehr dicht. Im Augengrunde fehlen sie gänzlich, nach der Peripherie zu nehmen sie an Dichte zu.

Die Gefäßschicht enthält wenige größere, mit Blutkörperchen erfüllte Gefäße, zum Teil nur mit Endothelwandung, im übrigen ist sie auf eine schwarze Pigmentlage von gleicher Dicke reduziert. Eine Suprachorioidea fehlt. Die ganze Chorioidea ist mithin äußerst dünn.

Das Corpus ciliare wird durch eine 3—4 mm breite Zone radiärer Falten dargestellt, die sich großenteils auf dem äußeren Teil der hinteren Irisfläche befinden und ungeteilt verlaufen. Sie gehören demnach eigentlich schon der Iris an, oder noch richtiger: Corpus ciliare und Iris bilden zusammen ein Ganzes. Die Radiärfaltenzone ist von einem gelatinösen Häutchen bedeckt. Dieses begibt sich dort, wo pupillarwärts die Falten aufhören, zum Linsenäquator, indem es den Glaskörper nach vorne abschließt. Dorsal ist es besonders stark.

Die Iris ist auf ihrer Vorderseite fleckig, schwarz und silberfarbig, die Silberfarbe ist am nasalen und temporalen Rande die herrschende, während der Pupille genähert das Schwarz vorherrscht. Sie ist dorsal 2,0 mm, ventral 3,6 mm, nasal 6,5 mm und temporal 7,0 mm breit und läßt eine ovale Pupille von 16 mm Höhe und 14 mm Breite offen. Dorsal und ventral berührt sie die Linse, während an den Seiten zwischen Linse und Iris ein schmaler Spaltraum bleibt. Auf Radiärschnitten zeigt die Iris plus Ciliarkörper im vertikalen Meridian einen dreieckigen Querschnitt infolge massiger Entwickelung, die Dicke der Iris beträgt hier am Cornealrande 2 mm, viel dünner ist sie im horizontalen Meridian: 0,5 mm. Eine in den der Cornea zugewandten Schichten befindliche Pigmentanhäufung, die wohl zu der nicht erhaltenen Argentea gehört, ist die wesentlichste histologische Differenzierung in der Iris. In der übrigen Iris befinden sich Pigment und Gefäße ziemlich verteilt. Das Pigmentepithel überragt den mesoblastischen Teil innen ein wenig und bildet dabei einen kleinen Sphincter.

Genau ventral ist diese Muskulatur verstärkt und dient als Linsenmuskel. Die Zone der Ciliarfalten ist hier nicht, wie sonst, nur 3,5 mm breit, sondern auf eine 7 mm lange Strecke 5 mm breit, wodurch erreicht wird, daß die mittelsten 3 Falten den am Irisrande sitzenden Linsenmuskel erreichen. Das Pigmentepithel ist hier etwa 1 mm weit auf die äußere Fläche der Iris umgeschlagen und gleichzeitig beide Blätter in einen Komplex von pigmentierten teils radiären, teils zirkulären Muskelfasern umgewandelt. Sie berühren die Linse eine Idee hinter dem Aequator und sind mit ihr durch das auch hier vorhandene, von den Ciliarfalten ausgehende gelatinöse Häutchen verbunden. Die der Iris und dem Linsenmuskel Blut zuführende Arterie ist in der Ciliarfaltenzone leicht zu erkennen, da sie eine 3 Falten oder 1,5 mm breite radiäre Erhebung verursacht. Bei einem von 2 Augen setzt sich diese auch in der Retina in eine entsprechende, radiäre, völlig unpigmentierte und von gewöhnlicher Retina bedeckte Erhebung fort, die erst in 3 mm Entfernung vom Corpus ciliare fehlt. Natürlich ist dies nicht etwa ein Processus falciformis. In einem zweiten Auge fehlt die Bildung.

Dorsal ist die Zone der Falten auf eine 1,5 mm breite Strecke so weit gegen den Pupillarrand verbreitert, daß die Falten 5 mm lang sind und bis auf 1,5 mm an den Pupillarrand herantreten. Hier ist das gelatinöse Linsenbändchen besonders verstärkt und bildet das sogen. Ligamentum sus-

pensorium lentis. Zugleich sind auch die Falten hier sowie in der Nachbarschaft des Linsenmuskels besonders stark.

Die Linse ist wenig abgeplattet, ihre Achse beträgt 1,4 mm, ihr Durchmesser 1,6 mm. Die Linsenkapsel ist 60 μ dick. Der vordere Linsenpol berührt den Hornhautscheitel.

Das Epithel der Pars optica retinae ist ein flaches, einschichtiges, völlig unpigmentiertes Pflasterepithel. Im Sinnesblatt sind die einzigen lichtpercipierenden Elemente Stäbchen, welche hier sehr schlank und dünn sind. Ihre Außenglieder sind 35 μ lang, die Innenglieder 10 μ. Die inneren 2 Drittel jedes Stäbchens sind heller als das äußere Drittel. Die Schicht der äußeren Körner beträgt 12 μ, die Zellkerne liegen in ihr etwa 5-schichtig. Die äußere retikuläre Schicht ist etwa 6 μ dick, dann folgt die 12 μ dicke Schicht der inneren Körner, von denen sich horizontale Fulcrumzellen nicht als besondere Schicht trennen lassen. Die innere plexiforme Schicht ist 35 μ dick, die Nervenfaserschicht nimmt von innen nach außen an Dicke ab. Die Ganglienzellen liegen in den beiden letzten Schichten zerstreut. Die Müllerschen Stützfasern nehmen an Zahl von innen nach außen kontinuierlich ab. Jede besteht aus einzelnen Fasern, die umeinander spiralig gedreht sind. Mit ihren inneren verbreiterten Enden berühren sie einander und bilden so eine Limitans interna. Im Augengrunde finde ich auf 1 mm² Netzhaut 100000 äußere Körner auf 600 Ganglienzellen, nach der Peripherie hin nur 60000 äußere Körner auf 300 Ganglienzellen.

Der Sehnerv ist 1¾ mm dick. Die Fasern seiner Scheide, vornehmlich längs verlaufend, gehen am Bulbus zum Teil in zirkuläre Fasern über und befestigen sich besonders am Perichondrium des Scleraknorpels, wodurch sie zugleich das große Loch im Knorpel verschließen.

Die Muskeln sind schwach, am schwächsten die Obliqui und der Rectus superior, am stärksten der Rectus internus. Letzterer inseriert noch vor dem Aequator nahe dem Cornealrande, die übrigen etwa am Aequator.

Die an der Sclera durch feine Fasern befestigte Tenonsche Kapsel ist nur zum kleinsten Teil erhalten.

Der elliptische Lidspalt mißt beim 70 cm langen Tier 30 mm Länge und 22 mm Höhe.

Das Auge liegt seitlich am Kopfe, seine Achse ist fast gar nicht nach vorn und aufwärts gerichtet.

II. Allgemeiner Teil.

1. Retina.

MATTHIESSEN (65) behauptet, die Retina der Fische stelle eine mit der Linse konzentrische Kugelschale dar und weist mathematisch nach, daß sie in diesem Falle bei geeignetem Abstand vom Linsenzentrum mit der „theoretischen Retina" (MATTHIESSEN, 63), d. h. dem Orte aller Punkte, in welchen auf die Linse parallel auffallende Strahlen gesammelt werden, zusammenfällt.

Messungen, durch welche obige Behauptung bewiesen würde, teilt MATTHIESSEN nicht mit, obwohl sie an den Schnitten durch gefrorene Augen, die MATTHIESSEN herstellte, möglich gewesen wären.

Ich habe versucht, derartige Messungen anzustellen, kam aber nicht zu sicheren Ergebnissen, denn einmal hatte ich kein frisches Material, zweitens durfte ich die mir zur Verfügung stehenden Augen nicht durch Gefrierenlassen für mikroskopische Zwecke verderben. Die Messungen, die ich an den bestkonservierten Augen anstellte, waren infolge häufiger Deformationen zu unsicher, um mitgeteilt zu werden. Selbst ein und dasselbe Auge ergab heute die, morgen jene Zahlen.

Aber auf andere Weise kann man sich leicht überzeugen, daß MATTHIESSENS Angabe bezüglich der Selachier nicht in vollem Umfange zutreffen kann. Denn da die Augen außer bei Carcharias glaucus, Torpedo und Mustelus mustelus nie die Form einer Kugel, sondern meist die eines Ellipsoids besitzen, und da die Retina in den lateralen Teilen nicht einem dickeren Chorioideapolster aufliegt, als dorsal und ventral, so muß auch die Form der Retina im allgemeinen nicht die einer Kugelfläche, sondern die einer Ellipsoidfläche sein.

Ferner scheint es stets, wie auch aus vielen Abbildungen hervorgeht, daß ein Horizontalschnitt durch das Auge die Retina in einem mit der Linse konzentrischen Kreise trifft, daß aber die Retinakrümmung im Vertikalschnitt stärker ist, die peripheren Netzhautpartien im vertikalen Meridian also der Linse näher liegen, als das Netzhautzentrum[1]). Bei Selachieraugen, deren Linse von der Hornhaut entfernt liegt, gilt dies am ehesten, wenn man sich die Linse nach Dilatation der Pupille bis zur Berührung mit der Cornea nach vorn gerückt denkt, welche Lage sie dann wahrscheinlich immer einnimmt[2]). Da Matthiessen wahrscheinlich gleich den älteren Tieraugen-Anatomen, z. B. Sömmering (94), das Auge wesentlich nur im Horizontalschnitt untersucht hat, so erklärt sich die Ungenauigkeit seiner Angabe.

An seinem Nachweis, daß die Entfernung der Retina von der Linse dem Abstande der theoretischen Retina entspricht, ist, soweit nur der horizontale Meridian der Retina in Betracht kommt, kein Zweifel. Die Ungenauigkeit in diesem Resultate Matthiessens, die auf der falschen Annahme eines emmetropen Fischauges beruht, war zu gering, um die Evidenz des Ergebnisses zu vermindern.

Ferner stellte Matthiessen (69) fest, daß infolge der bei Fischen ziemlich konstanten Form und der konstanten Brechungskoeffizienten, über welche Näheres im Kapitel „Linse" zu ersehen ist, auch das Verhältnis des Retinakrümmungsradius zum Linsenkrümmungsradius einen ziemlich konstanten Wert haben muß, der zwischen 2,20 (Wels) und 2,82 (Hecht) schwankt und im Mittel 2,52 beträgt. Er stellte daraufhin sogar den Begriff des „schematischen Fischauges" auf, das von seiner Größe unabhängig und eben durch jenes Verhältnis definiert wäre. Messungen, die ich hierzu an den am besten konservierten Augen unter der Annahme, daß die Linse stets den Hornhautscheitel berührt, anstellte, sind zwar aus den oben genannten Gründen weniger genau, sie bestätigen aber die Angabe Matthiessens hinreichend bezüglich der Selachier, s. Tabelle p. 759.

---

1) Diese hier als Vermutung ausgesprochene Angabe wurde inzwischen in der Bergenser Biologischen Station durch metrische und ophthalmoskopische Ausmessung des Selachierauges bestätigt, worüber baldige Mitteilung erfolgen soll.

2) Die letztere Vermutung wurde gleichfalls bestätigt.

	Name	Halbe Linsen-achse in mm	Abstand des Retinazentrums vom Linsen-zentrum in mm	Verhältnis des Retinaabstandes zur halben Linsenachse
1	Acanthias acanthias	4,8	12,5	2,6
2	Mustelus laevis	2,5	7,9	3,2
3	Scyllium canicula	2,9	6,0	2,1
4	Squatina squatina	1,9	3,7	1,9
5	Torpedo	1,1	2,2	2,0
6	Raja batis	1,9	5,0	2,6
7	Spinax spinax	3,6	9,2	2,6
8	Chimaera monstrosa	7,0	16,0	2,3
	Mittel			2,4
	Mittel bei Teleostiern nach MATTHIESSEN			2,52

Um zu rekapitulieren, so gilt für das Selachierauge zweierlei:

1) Die Retina bildet im Horizontalschnitt — nicht in anderen Schnitten — einen konzentrischen Kreis um die Linse.

2) Aus dem Verhältnis vom Linsenradius zum Netzhautradius folgt, daß die Retina im Horizontalschnitt, nicht in anderen Teilen, mit der theoretischen Retina zusammenfällt, d. h. geeignet ist, scharfe Bilder zu empfangen.

Welchen Zweck haben diese Eigentümlichkeiten des Fischauges?

Zur Beantwortung dieser Frage kommen wir, allerdings auf weiten Wegen, durch einen Vergleich des Fischauges mit dem menschlichen Auge. Wir stoßen auf folgende Vergleichspunkte:

1) In beiden gibt es eine Region des schärfsten Sehens, im menschlichen die Macula lutea, im Fischauge den horizontalen Meridian.

2) Im menschlichen Auge liegt ähnlich wie im Fischauge die Netzhautperipherie der Linse näher als das Netzhautzentrum, und nur das Kugelsegment von 25° Oeffnungswinkel, dessen Radius gleich der Augenachse ist, fällt mit der theoretischen Retina zusammen (MATTHIESSEN, 63), auf der übrigen Retina können nur Zerstreuungskreise erzeugt werden.

3) Im menschlichen Auge ist die Größe der Netzhaut-Innervationskreise in der Fovea geringer, die

Empfindung also viel distinkter als in der übrigen Netzhaut (Greeff, 33), und dasselbe macht Chievitz (20) für Säugetiere wahrscheinlich. Entsprechendes konnte ich für Selachier nachweisen. Die Größe der Innervationskreise ist umgekehrt proportional der Zahl der auf 1 mm² entfallenden Zellen des Ganglion opticum.

Beide Zahlen sind in der folgenden Tabelle enthalten:

	Name	Zahl der Ganglienzellen im mm²		Größe der Innervationskreise in μ^2	
		im Augengrunde	in der Netzhautperipherie	im Augengrunde	in der Netzhautperipherie
1	Mustelus	9000	5000	110 μ^2	200 μ^2
2	Torpedo	5000	2500	200 μ^2	400 μ^2
3	Centrina centrina	3600	3400	280 μ^2	300 μ^2
4	Raja batis	1500	2000	670 μ^2	500 μ^2
5	Galeus galeus	1500	1500	670 μ^2	670 μ^2
6	Scyllium canicula	1500	1000	670 μ^2	1000 μ^2
7	Acanthias acanthias	1500	700	670 μ^2	1400 μ^2
8	Squatina squatina	1400	1800	710 μ^2	530 μ^2
9	Acanth. blainvilli	1200	1200	830 μ^2	836 μ^2
10	Spinax spinax	900	200	1100 μ^2	5000 μ^2
11	Chimaera monstrosa	600	300	1700 μ^2	3400 μ^2

Man sieht, daß im Durchschnitt die Zahl der auf 1 mm² entfallenden Ganglienzellen und damit die Größe des Distinktionsvermögens vom Netzhautzentrum zur Peripherie abnimmt; nur Squatina und Raja machen hierin Ausnahmen, diese aber sind möglichenfalls nur scheinbare, denn keineswegs liegt jede Ganglienzelle über den zugehörigen perzipierenden Elementen, viele Ganglienzellen vielmehr liegen im Sehnerveneintritt, und diese sind in der Berechnung gar nicht berücksichtigt. Außer dieser Ungenauigkeit liegen andere Ungenauigkeiten noch entweder in der Vollrechnung halbierter Kerne bei zu dünnen Schnitten, oder in der Nichtrechnung von Kernen, die durch andere in zu dicken Schnitten verdeckt sind, und auch in den ungenauen örtlichen Bestimmungen „im Augengrunde“ und „in der Retinaperipherie“.

Die angegebenen Werte können daher nur als ungefähr richtige gelten, sie genügen aber durchaus, um das Prinzip zu lehren und die Ausnahmen von Squatina und Raja widerlegen nicht die Regel.

Bezüglich der Physiologie des menschlichen Auges ist nun von Aubert (3) durch genaue Messungen erwiesen worden, daß

die Bewegungsempfindung der Netzhautperipherie viel feiner ist als das Distinktionsvermögen desselben. Er sagt ferner, daß (p. 362), „wenn ein Punkt im . . . Gesichtsfelde fixiert wird und das Bild des bewegten Objektes auf eine außerhalb der Fovea centralis gelegene Netzhautstelle fällt, (ebenfalls) die Winkelgeschwindigkeit des bewegten Objektes größer sein muß, wenn eine Bewegungsempfindung eintreten soll". (Gemeint ist größer als wenn das Bild des bewegten Objektes in die Fixierstelle fällt.) (p. 363) „Je weiter die peripherische Netzhautstelle von der Fixierstelle entfernt ist, um so größer muß die Geschwindigkeit des Objektes sein." Also liegt eine Netzhautstelle entfernter vom Netzhautzentrum als eine andere, so ist zwar ihre Bewegungsempfindung ebenso wie ihr Formensinn absolut schwächer, stärker ist sie nur relativ, nämlich insofern, als sie weniger stark geschwächt ist als der Formensinn oder, was dasselbe ist, das Distinktionsvermögen.

Wie kann diese Eigentümlichkeit des menschlichen Auges zu stande kommen?

Erstens: Das Distinktionsvermögen, als die Fähigkeit, mehrere getrennte Punkte getrennt zu sehen, kann proportional $\frac{1}{\varrho^2}$, die Bewegungsempfindung im Sinne AUBERTS aber proportional $\frac{1}{\varrho}$ gesetzt werden, wenn ϱ^2 ein Maß für die Fläche eines Innervationsbezirks bezeichnet. Denn das Distinktionsvermögen wächst mit der Verkleinerung des Innervationsbezirks, die Bewegungsempfindung aber mit der Zahl der in einer Richtung nebeneinander liegenden Innervationsbezirke, die das sich in irgend einer Richtung bewegende Bild auf der Flächeneinheit überstreicht. So kann man es sich erklären, daß bei vergrößerten Innervationsbezirken das Distinktionsvermögen schneller abnimmt als der Bewegungssinn.

Zweitens: Außer der Größe der Innervationsbezirke kommt für die Netzhautperipherie die Größe der durch Verkürzung des Retinaabstandes von der Linse hervorgerufenen Zerstreuungskreise in Betracht. Was deren Wirkung betrifft, so kann ich zwar nicht EXNER (27) beistimmen, welcher meint, daß Zerstreuungskreise im Netzhautbilde das Sehen von Bewegungen deshalb begünstigen, weil, wenn sich ein Zerstreuungskreis im Netzhautbild bewegt oder verändert, von der Veränderung des Bildes mehr lichtperzipierende Elemente getroffen würden, als wenn die Veränderung nur einen Punkt beträfe. Was EXNER vergißt, ist

die Tatsache, daß durch den Zerstreuungskreis zwar mehr Elemente affiziert werden, als wenn die Strahlen in einem Punkte gesammelt würden; daß aber dafür jedes Element von einer entsprechend geringeren Lichtmenge getroffen wird. Wird ein Zerstreuungskreis vom Radius r um die Strecke l verschoben, so ist der dadurch bewirkte Reiz R proportional der Größe des Rechteckes $2rl$, und umgekehrt proportional der Lichtstärke im Zerstreuungskreise, d. h. umgekehrt proportional r^2. Es ist also der Reiz $R = c \cdot \frac{l.r}{r^2} = c \cdot l \cdot \frac{1}{r}$, wenn c den Proportionalitätsfaktor bezeichnet. Das heißt, der durch die Veränderung im Netzhautbilde erzeugte Reiz ist um so größer, je kleiner der Radius des Zerstreuungskreises, am größten also, wenn die Strahlen keinen Zerstreuungskreis, sondern ein scharfes Bild erzeugen. Es ist also falsch, mit Exner zu sagen, daß Zerstreuungskreise das Sehen von Bewegungen direkt begünstigen.

Folgendes aber dürfte zutreffend sein: Die Bewegungsempfindung ist, wie eben bewiesen, proportional $\frac{1}{r}$, das Distinktionsvermögen jedoch, als die Fähigkeit, mehrere Punkte getrennt zu sehen, wächst mit der Verkleinerung des Zerstreuungskreises, ist also proportional $\frac{1}{r^2}$, d. h. daß bei Vergrößerung des Zerstreuungskreises der Formensinn schneller abnimmt als der Bewegungssinn. Größere Zerstreuungskreise haben also dieselbe Wirkung wie größere Innervationsbezirke.

So sehen wir, daß in der Netzhautperipherie durch das Auftreten von Zerstreuungskreisen, sowie durch vergrößerte Innervationsbezirke zwar das gesamte Sehvermögen herabgesetzt wird, daß aber der Formensinn viel mehr zurücktritt als das Sehen von Bewegungen. (Es ist alsdann auch sehr wohl denkbar, was Pütter (82) annimmt, daß in den Augen der Wassersäugetiere die Fähigkeit, Bewegungen zu sehen, in den Vordergrund träte. Ich schließe dies aber aus der erheblichen Größe der Innervationskreise bei Wassersäugetieren, die nach Pütter 99710 μ^2 bis 76920 μ^2 beträgt, nicht, wie Pütter, aus der großen Zahl der auf eine Nervenfaser entfallenden lichtperzipierenden Elemente. Die Koinzidenz der letzteren mit dem Zurücktreten des Formensinnes gegenüber dem Bewegungssinn ist beim Menschen zwar augenfällig, dasselbe gilt aber auch von den vergrößerten Innervations-

kreisen, und letztere ermöglichen es, diese Koinzidenz nicht nur zu konstatieren, sondern auch zu erklären. Auf anderem Wege wie PÜTTER komme ich also zu ähnlichem Ergebnis. Nur müssen wir uns dabei gegenwärtig halten, daß dieses vorwiegend zum Sehen von Bewegungen geeignete Auge der Wassersäugetiere als Auge überhaupt viel geringer zu bewerten ist als das zum Formensehen geeignete Auge. Ich stimme also nicht PÜTTER bei, wenn er sagt, als Bewegungssinnesorgan sei (p. 355) „die Netzhaut eines Wales vollkommener gebaut als die Netzhautperipherie des Menschen", sondern ich kann nur annehmen, daß der Bewegungssinn des Wales im Verhältnis zum Formensinn mehr in den Vordergrund tritt.)

Drittens: Bei Tieren, in deren Auge eine Stelle des schärfsten Sehens ausgebildet ist, wie sie die Macula des Menschen, sowie der horizontale Meridian im Fischauge darstellt, kommt noch ein drittes Moment rein psychischer Art hinzu, wodurch die Netzhautperipherie zum Sehen von Bewegungen geeignet wird. Wir sind nämlich gewohnt, wenn wir eine Reihe von ruhenden Gegenständen vor uns haben und uns dann über unsere Umgebung orientieren wollen, einen Punkt nach dem anderen zu fixieren und, solange wir jeden fixieren, diesem allein unsere Aufmerksamkeit zu widmen. Alles andere interessiert uns in dieser Zeit nicht, wir sind daher nicht gewohnt und haben es, wie in allen derartigen Fällen, deren die Psychologie viele lehrt, mehr und mehr verlernt, die anderen Gegenstände gleichzeitig mit der Schärfe, die physiologisch möglich wäre, zu sehen. Von den momentan nicht fixierten Gegenständen nimmt nur dann einer unser großes Interesse in Anspruch, wenn er sich plötzlich verändert oder bewegt. Daher ist auch infolge unserer Gewöhnung die Fähigkeit, mit der Netzhautperipherie Bewegungen wahrzunehmen, viel mehr geschärft als das Distinktionsvermögen der Netzhautperipherie.

Wir haben somit erklärt, durch welche Bedingungen im menschlichen Auge die Netzhautperipherie zum Sehen von Bewegungen tauglicher wird als zum Formensehen, wir finden entsprechende Bedingungen im Selachierauge wieder und können daher schließen, daß die zum Formensehen schlecht geeigneten dorsalen und ventralen Netzhautpartien vornehmlich zur Wahrnehmung von Bewegungen im augenblicklich nicht fixierten Teil des Gesichtsfeldes dienen.

Leicht läßt sich nun noch erklären, warum die Region des schärfsten Sehens bei Selachiern in der Horizontalebene liegt. In dieser Ebene liegt ja die hauptsächlichste Bewegungsrichtung und daher auch die Hauptblickrichtung des Fisches. Indem die Stelle des schärfsten Sehens gerade in die Hauptblickrichtung verlegt ist, gleicht das Selachierauge dem Auge des Menschen. Wenn wir aber im Selachierauge keine eng umschriebene Macula, sondern eine streifenförmige Region des schärfsten Sehens vorfinden, so wird diese erfordert durch die geringe Beweglichkeit des Fischkopfes, ermöglicht durch die Periskopie der Fischlinse. Die streifenförmige Region des schärfsten Sehens kann auch ungezwungen in Parallele gesetzt werden mit der streifenförmigen Area, die nach Chievitz (21) manchen Tieren, z. B. dem Pferde, zukommen soll. Auch beim Menschen ist nach Aubert und Förster (4) diejenige Netzhautstelle, mit der man Zahlen von einer gewissen Größe zu erkennen vermag, kein Kreis, sondern eine Ellipse mit horizontalem größten Durchmesser.

Die bereits weitläufig besprochene Größe der Innervationskreise ist noch in einer anderen Hinsicht interessant und wichtig, denn sie gestattet einen direkten Schluß auf die Sehschärfe des Tieres. Aus meinen Zahlen folgt, daß die Größe des Innervationskreises im Augengrunde zwischen 110 und 1700 μ^2 schwankt, in der Peripherie zwischen 200 und 3400 μ^2. Diese Zahlen sind sehr gering und lassen vermuten, daß die Sehschärfe der Selachier derjenigen des Menschen nahekommt. Denn beim Menschen gelten folgende Zahlen:

Zahl der Ganglienzellen im mm^2		Größe der Innervationsbezirke in μ^2	
in der Area centralis	in der Netzhautperipherie	in der Area centralis	in der Netzhautperipherie
9000—13 000 nach Greeff (33)	759 nach Pütter	110—77 zufolge Greeff	1320 nach Pütter
50 000 nach Pütter (84)		20 nach Pütter	

Eine strikte Abhängigkeit der Sehschärfe von irgend welchen äußeren physikalischen Bedingungen läßt sich nun bei den Selachiern weder erwarten noch nachweisen. Die Sehschärfe variiert eben je nach der Species, und sie kann verschieden groß sein bei Arten, die

bei gleicher Helligkeit zu sehen haben. Es ist aber bemerkenswert, daß unter den tagesmunteren Arten der höchste Grad der Sehschärfe gefunden wird (Mustelus), daß ferner bei den in großen Tiefen lebenden Arten (Spinax, Chimaera) die Sehschärfe am schwächsten ausgebildet ist. Daraus folgt, daß die Sehschärfe wenigstens bis zu einem gewissen Grade eine Funktion der Lichtmenge, die den Fischen zur Verfügung steht, ist[1]).

Auch hinsichtlich des Lichtsinnes sind die Selachieraugen interessant. Die folgende Tabelle zeigt, daß die Zahl der auf

1) Man müßte noch genauere Werte für die Sehschärfe erhalten, wenn man sich mit Leuckart (55, p. 180) daran erinnert, daß in größeren Augen das Netzhautbild größer ist und daher auf mehr Nervenfasern entfällt als in kleineren. Das Netzhautbild ist dann offenbar proportional dem Quadrate des Retinaabstandes vom Linsenzentrum, und das Produkt dieser Zahl und der Zahl der auf 1 mm^2 entfallenden Ganglienzellen liefert das Maß der Sehschärfe. Was bei derartigen Berechnungen herauskommt, möge die folgende Tabelle lehren:

	Name	Quadrat des Retina-abstandes	Zahl der Ganglienzellen im Augengrunde	Produkt beider Zahlen = Maß für die Sehschärfe
1	Mustelus	62	9000	550 000
2	Chimaera monstrosa	256	600	150 000
3	Spinax spinax	84,6	900	75 000
4	Scyllium canicula	36	1500	54 000
5	Raja batis	25	1500	37 000
6	Acanthias acanthias	165	1500	24 000
7	Torpedo	4,8	5000	24 000
8	Squatina squatina	14	1400	20 000

Die Tabelle kann nur dazu beitragen, das oben gewonnene Ergebnis, nämlich die Abhängigkeit der Sehschärfe von der Lichtmenge, die den Tieren zur Verfügung steht, zu trüben. Ihr Ausfall hängt offenbar sehr wesentlich von der Größe der Augen ab, die der Zufall dem Forscher in die Hände spielt. Denn die Retina wächst wahrscheinlich nur an ihrer Peripherie, und die Nervenzellen dürften im Augengrunde bei jüngeren Tieren kaum dichter liegen als bei älteren. Hieraus folgt allerdings, daß jüngere Tiere weniger scharf sehen als ältere. Wenn beim Menschen noch nichts derartiges bekannt geworden ist, so liegt dies wahrscheinlich daran, daß das menschliche Auge schon vom 4. Jahre ab nur noch sehr wenig (nämlich 3,8 mm) an Achsenlänge zunimmt (Weiss 107) und Messungen über die Sehschärfe (das Distinktionsvermögen ohne Rücksicht auf Emmetropie, Myopie oder Hypermetropie) nur noch sehr wenige vorliegen.

1 mm² entfallenden lichtperzipierenden Elemente bei verschiedenen Tieren eine sehr verschiedene ist.

	Name	Zahl der lichtperzipierenden Elemente	
		im Augengrunde	in der Netzhautperipherie
1	Raja batis	10 800	7 600
2	Torpedo	21 600	15 500
3	Acanthias blainvilli	24 000	24 000
4	Acanthias acanthias	30 000	12 000
5	Scyllium canicula	59 400	39 600
6	Squatina squatina	65 000	62 600
7	Centrina centrina	65 000	50 000
8	Mustelus	70 000	50 000
9	Galeus galeus	75 000	25 000
10	Spinax spinax	132 000	36 000
11	Chimaera monstrosa	100 000	60 000

Die Schwankungen nach den Species sind hier wiederum ziemlich groß, es ist aber gewiß kein Zufall, daß niedrige Zahlen von lichtperzipierenden Elementen in der Flächeneinheit sich gerade bei Raja und Torpedo, also bei den aufwärts blickenden Plattfischen, demnächst bei Acanthias, also bei Taghaien finden, während die größten Zahlen bei den in großen Tiefen lebenden Arten Spinax und Chimaera vorkommen. Da diese Tatsachen weder für die Sehschärfe noch für den Bewegungssinn von Wichtigkeit sein können, so kommt man zu dem Schlusse, daß in der größeren Zahl der Elemente ein Mittel zur Verstärkung des Lichtsinnes, also eine für das Sehen bei schwacher Beleuchtung sehr wesentliche Eigenschaft liege. Die gleiche Beobachtung und Schlußfolgerung vermeldet schon Pütter bezüglich der Wassersäugetiere, und er versucht auch, die so bewirkte Erhöhung der Lichtempfindlichkeit physiologisch zu erklären. Ich kann also nur das Ergebnis Pütters bestätigen, und zwar gerade bei der Klasse der Fische, für die Pütter noch angab, daß ihnen die fragliche Eigentümlichkeit zu fehlen scheint. Was die Verteilung der Grade der Lichtempfindlichkeit auf der Netzhaut betrifft, so lehrt die Tabelle, daß die Lichtempfindlichkeit gleich dem Distinktionsvermögen vom Netzhautzentrum nach der Peripherie hin abnimmt.

Ueber den Farbensinn der Retina läßt sich nur so viel sagen, daß dieser, nach der Verteilung von Stäbchen und Zapfen zu urteilen, hinter dem Unterscheidungsvermögen für Helligkeiten bedeutend zurücksteht. Denn sicher ist stets die Zahl der Zapfen

viel geringer als die der Stäbchen. Es gelingt überhaupt nur schwer, Stäbchen neben den Zapfen zu erkennen. Sicher nachweisen konnte ich sie nur bei Mustelus (Taf. XXIX, Fig. 8), wo sie schon von Krause (49), W. Müller (74) und Schaper (89) gesehen wurden, und bei Squatina (Taf. XXIX, Fig. 7), wahrscheinlich machen für Spinax. Bei Scyllium wurden sie durch Krause (49) nachgewiesen. Das Ueberwiegen der Stäbchen steht natürlich im Zusammenhang mit dem Sehen unter Wasser, d. h. bei schwächeren Beleuchtungen, bei denen das Farbenspektrum bekanntlich erheblich kürzer ist als im gewöhnlichen Tageslicht.

Ich komme hier auf die neuerdings von Hesse (41) aufgestellte Hypothese zu sprechen, nach welcher die von der Young-Helmholtzschen Dreifarbentheorie [Helmholtz, 37] geforderten drei verschiedenen Arten von farbenempfindlichen Elementen gefunden sein sollen, und zwar in gewissen Spiralfasern, die die lichtperzipierenden Elemente umspinnen, und deren Neurofibrillennatur und Dreizahl wahrscheinlich gemacht wird. So viel Bestechendes nun diese Hypothese hat, so glaube ich doch, daß gerade die Selachier nicht für dieselbe sprechen. Während nämlich bei den meisten Wirbeltieren diese Farbenperzeptoren von Hess an den Zapfen gezeigt werden, finden sie sich nach ihm bei den Selachiern und zum Teil auch bei den Telostiern an den Stäbchen, diese aber haben nach alter, wohlbegründeter, auch von Hesse angenommener Annahme mit dem Farbensinne überhaupt nichts zu tun und repräsentieren vielmehr den Helldunkelapparat. Diese letztere Annahme wird zwar neuerdings durch Fritsch (30), der bei Vögeln farbige Fetttröpfchen auch in Stäbchen findet, in ihrer Vollgültigkeit nicht bestehen gelassen, darin aber findet die Hessesche Theorie keineswegs eine Stütze, da ja eben Fritsch ganze Retinaelemente, nicht, wie Hesse, Teile von solchen als Farbenperzeptoren auffassen zu müssen glaubt. Unwahrscheinlich erscheint mir die Annahme, zu welcher Hesse seine Zuflucht nimmt, daß die Spiralfasern der Stäbchen ein Dreifarben-Weiß zur Perzeption brächten; denn im Gegensatz zu Hesse trage ich kein Bedenken, die Helldunkelempfindung von der Farbenempfindung für prinzipiell ebenso verschieden zu halten, wie die Schwingungszahl des Lichtes vor der Schwingungsamplitude, oder die Farbe von der Lichtstärke physikalisch verschieden ist.

Die durch Neumayer (76) in der Selachierretina nachgewiesenen Landoltschen Keulen konnte ich zwar wahrscheinlich machen

(Squatina), aber nicht absolut sicher erkennen. Ihre Funktion ist unbekannt. Leider bleibt für mich eine Aeußerung von Neumayer gänzlich unverständlich. Nach diesem sollen die Landoltschen Keulen stets bei den Tieren auftreten, bei denen, wie z. B. bei Selachiern, das Zahlenverhältnis der Stäbchen und Zapfen zu Gunsten der einen von beiden variiert. „Sie scheinen sowohl für die Stäbchen als auch für die Zapfen als deren Ersatz im Raume aufzutreten.“

Die Verlagerung von Nervenzellen in die Nervenfaser- und innere plexiforme Schicht, die geringe Mächtigkeit der äußeren plexiformen Schicht und die Schicht der Horizontalzellen, welche zu den Haupteigentümlichkeiten der Selachierretina gehören, ermangeln noch der Erklärung hinsichtlich ihrer funktionellen Bedeutung. Ueber die Bedeutung der horizontalen Zellen sind zwar schon verschiedene Vermutungen ausgesprochen. Sie stellen nach Schieferdecker (90) und Neumayer (76) einen Befestigungs- oder Stützapparat dar, andere, wie Dogiel (25) und Ramon y Cajal (17) erklären sie für nervöse Elemente. Worauf ihre eigentümliche Ausbildung im Selachierauge beruht, ist bislang noch nicht zu ermitteln gewesen. Bemerkenswert ist, daß sie bei den in großen Tiefen lebenden Arten Spinax und Chimaera nicht als gesonderte Schicht von den inneren Körnern zu scheiden sind.

Die radialen Stützfasern lassen bei Chimaera, weniger deutlich bei Acanthias erkennen, daß jede Stützfaser aus einer Anzahl schwach spiralig umeinander gewundener Fasern besteht. Der spiralige Bau, auf dessen Bedeutung in der Botanik häufig, in der Zoologie in einzelnen Fällen von Krumbach (50) hingewiesen worden ist, bezweckt die Erhöhung der Elastizität. Die spiralig gebauten Stützfasern wirken im Prinzip so wie Sprungfedern und garantieren dafür, daß die Retina nach vorübergehenden schwachen Deformationen durch Schwankungen des intraokularen Druckes ihre ursprüngliche Form und Dicke wiedererhält.

Die Zahl dieser Fasern nimmt von der Sehnerveneintrittsstelle nach außen hin kontinuierlich ab.

Ihre verbreiterten Enden vereinigen sich zu einer, allerdings keineswegs in allen Schnitten erkennbaren äußerst dünnen Membrana limitans interna. Diese ist es wahrscheinlich, in welcher das Häutchen, welches das Corpus ciliare bedeckt und die Zonula Zinnii bildet, im Zusammenhang steht. Hierüber im Kapitel „Glaskörper und Zonula“.

Das Außenblatt der Retina ist im Bereich der Pars optica retinae stets ein sehr flaches, unpigmentiertes einschichtiges Epithel. Diese Eigenschaft kommt ihm zweifellos deshalb zu, weil es das auf der Netzhaut fallende Licht hindurchlassen soll, so daß es vom Tapetum lucidum reflektiert wird und die Netzhaut zum zweiten Male trifft. Wenn Neumayer (76) es als pigmentiert beschreibt, so hat er offenbar Zellen aus dem Bereich der alleräußersten Netzhautperipherie vor sich gehabt, in diesen findet sich tatsächlich Pigment, welches in der Pars ciliaris im Außenblatte, in der Pars iridiaca in beiden Blättern regelmäßig auftritt.

Fortsätze der Zellen des Außenblattes konnte ich nicht sicher konstatieren, da ich sie von abgerissenen Stäbchenaußengliedern nicht sicher unterscheiden konnte. Ihr Zweck wäre mir unverständlich, da sie natürlich auch kein Pigment enthalten, wie die physiologisch wichtigen Fortsätze des Pigmentepithels vieler Tiere. Das Vorhandensein der Fortsätze kann gleichwohl nicht geleugnet werden, da sie neuerdings von Retzius (86) genau beschrieben sind.

Retzius beschreibt ferner eigentümliche Zellen mit langen Fortsätzen zwischen den polyedrischen Zellen des Retinaepithels.

2. Chorioidea.

An der Chorioidea der Selachier lassen sich von innen nach außen folgende 4 Schichten unterscheiden:

1) ein Endothel,
2) ein Tapetum lucidum,
3) eine Vasculosa,
4) eine Suprachorioidea.

Abweichungen von diesem Schema kommen nur vor, insofern vor dem Tapetum kein Endothel, sondern eine Choriocapillaris liegen kann (Chimaera und Torpedo), und insofern die Suprachorioidea häufig fehlt. Stets fehlt eine Argentea der Chorioidea, während sie in der Iris vorhanden ist.

Endothel und Tapetum (Taf. XXIX, Fig. 6).

Wo die Choriocapillaris fehlt, folgt auf die Retina außen das Tapetum lucidum, nur bedeckt von einem stets einschichtigen, aus sehr flachen Zellen bestehenden Endothelhäutchen (*e*), das wahrscheinlich mit der „hellen homogenen Haut“ Leydigs (57) und der „Glashaut“ Bergers (10) identisch ist, in welchem ich aber stets Zellkerne nachweisen konnte. Nach innen zu scheint

dieses Endothel eine äußerst feine Cuticula abzuscheiden, die sich bei Van Gieson-Färbung rot tingiert, im Gegensatz zu den gelb gefärbten Zellen.

Beim Studium des Tapetum fällt meist zuerst auf, was bisher nur Schaper (89) beschrieb, daß „das Pigment der innersten Zone in säulenartigen geraden Zügen gruppiert“ ist, die in regelmäßigen Abständen angeordnet sind und zur Oberfläche der Epithelschicht in einem spitzen Winkel verlaufen. Dies Verhalten finde ich mit Schaper häufig über die ganze Retina verbreitet, häufig aber stehen in meinen Präparaten im Augengrunde die Züge des Pigments nicht in einem spitzen Winkel gegen die Retina, sondern laufen ihr fast oder völlig parallel. Wahrscheinlich aber ist dies nur eine Folge postmortaler Veränderungen, und es ist anzunehmen, daß sie in vivo sogar senkrecht zur Retina stehen. 3 μ dünne Schnitte von Squatina ließen erkennen, daß diese Pigmentzüge (*p.z*) die Fortsätze von Pigmentzellen sind, die in einer nach außen von den Pigmentzügen folgenden Schicht (*p.z.z*), der „Pigmentlage“ Leydigs, tangential zusammengelagert sind. Bei sehr dünner Chorioidea ist die Pigmentlage von der stark pigmentierten Vasculosa nicht zu trennen (Chimaera). An Stelle der säulenförmigen Pigmentzüge erscheinen stellenweise (Torpedo) breite Pigmentklexe; diese sind die Flächenbilder, die säulenförmigen Züge die Querschnittbilder der Pigmentfortsätze, die mithin flächenartig sind. Die Räume zwischen den Pigmentfortsätzen werden durch rektanguläre Zellen erfüllt, deren zellige Natur ich durch das Auffinden von Kernen bei Chimaera nachweisen konnte. Sie sind meist wasserhell, selten mit nicht färbbaren, gelblichgrauen, zum Teil nadelförmigen Massen erfüllt. Diese sind zweifellos die irisierenden Kristalle (Scyllium) oder deren Reste (Spinax, Chimaera), ihr häufiges Fehlen dürfte auf die Einwirkung der Fixierungsflüssigkeiten zurückzuführen sein. So könnte man meine Beobachtungen mit den Mitteilungen Leydigs und Bergers, daß das Tapetum aus Kristalle enthaltenden Zellen bestehe, am besten in Einklang bringen. Und wenn Leydig über das makroskopische Aussehen des Tapetum sagt, das Tapet bestehe aus goldgrünen, herrlich schimmernden Schüppchen von meist länglicher Gestalt, sich dachziegelförmig deckend, dazwischen stellenweise kleine, schwarze Lücken, so sind die schwarzen Lücken, die ich sehr ähnlich bei Acanthias beobachtete, eben die zwischen die kristallhaltigen Zellen hindurchtretenden Fortsätze der dahinter liegenden Pigmentzellenschicht.

Fehlt die Choriocapillaris, so wird sie ersetzt durch kleine, dünnwandige, im Tapetum liegende Gefäße (*g*), deren Wand nur aus einem Endothel besteht, die das Tapetum durchsetzen und bis an das Endothel der Chorioidea treten. Letzteres steht dann im Zusammenhang mit dem Gefäßendothel. Häufig verbreitet sich der Querschnitt des Lumens unter dem Endothel der Chorioidea T-förmig.

Choriocapillaris.

Die Choriocapillaris kommt zu stande, wenn diese Gefäße an der Innenseite des Tapetum sich in einer Schicht ausbreiten, nachdem sie sich bis zum Kaliber der Kapillaren verdünnt oder verästelt haben. An einigen Stellen treten natürlich Gefäße aus der Vasculosa durchs Tapetum hindurch zur Choriocapillaris, das Tapetum wird aber hier seltener von Gefäßen durchbrochen als in dem eben besprochenen Falle, wenn die Choriocapillaris fehlt. Ich kann LEYDIG darin nicht beistimmen, daß nach innen vom Tapetum die Gefäßhaut liege, noch BERGER, daß das Tapetum nach außen stets auf die Choriocapillaris folge. Ersteres trifft nie zu, letzteres finde ich nur in den wenigsten Fällen unter den Selachiern. In BERGERS Abbildungen finde ich auch nichts davon gezeichnet.

Vasculosa.

Nach außen von dem Tapetum liegt die Gefäßschicht. Dieselbe enthält viele Gefäße verschiedensten Querschnittes mit wohlausgebildeter Gefäßmuskulatur, außerdem aber viele Gefäße kleinsten und großen Kalibers, die nur endotheliale Wandung oder höchstens außerdem noch eine Adventitia besitzen, während die Media fehlt. Erstere sind zweifellos die Arterien, da sie mit den ins Auge eintretenden Arterien in Verbindung stehen und die Arterien stets eine wohlausgebildete Muskulatur besitzen, letztere stehen mit den Abflußvenen in Verbindung (Acanthias acanthias), stellen also die Venen der Chorioidea dar, die diese eigentümliche Beschaffenheit besitzen. Sie überwiegen die Arterien an Menge bei weitem. Das wenige zwischen den Gefäßen liegende Bindegewebe ist stets dicht mit Pigment erfüllt. Die Identifizierung dieser Schicht mit den von früheren Autoren beschriebenen ist nicht ganz klar, wahrscheinlich stellt sie zum Teil die Vasculosa BERGERS dar.

Suprachorioidea.

Die dritte Schicht, die wir als Suprachorioidea bezeichnen können, fehlt häufig. Wenn sie überhaupt vorhanden ist, ist sie im Augengrunde stark entwickelt, nach dem Aequator zu verdünnt sie sich bis zum Schwinden (cf. Textfigg. im Speziellen Teil). Sie besteht außer bei Laemargus aus faserigem Bindegewebe, in welchem wenige Gefäße liegen, von gleicher Beschaffenheit wie die der Vasculosa. Ihre Wandungen sind von wenig Pigment umgeben, dasselbe spielt jedoch nur eine untergeordnete Rolle, und hauptsächlich ist diese Schicht unpigmentiert und dadurch, sowie durch ihre Armut an Gefäßen sicher von der Vasculosa zu unterscheiden, obwohl sie mit der Vasculosa zusammen jedenfalls die Vasculosa Bergers darstellt. Von ihr läßt sich die Vasculosa stets leicht abtrennen, während sie selbst an der Sclera festhaftet. Die Trennung zwischen ihr und der Vasculosa ist im mikroskopischen Präparat am deutlichsten im Augengrunde in der Nähe des Sehnerven, da hier der innerste Teil der Schicht zu einer vorwiegend aus tangentialen Fasern bestehenden Lage, vielleicht der „Bindegewebslamelle“ Bergers, ausgebildet ist.

Bei Acanthias acanthias finde ich im Horizontalschnitt (Fig. 1), daß die Fasern der Suprachorioidea sich zu Strängen vereinigen, die Räume umgrenzen, welche mit sehr wenigen Fasern erfüllt sind und zwischen diesen je ein Gefäß enthalten. Ich glaube hierin die von Berger bei Squatina beschriebenen und abgebildeten „Hohlräume“ wiederzuerkennen, kann aber seiner Beschreibung im einzelnen, insbesondere der Angabe, daß die Hohlräume mit Endothel ausgekleidet seien, nicht beipflichten, ebensowenig daher seiner Auffassung von denselben als einer Modifikation des suprachorioidealen Lymphraumes.

Die Bindegewebsfasern der Sehnervenscheide verlieren sich zum großen Teil in der Suprachorioidea.

Die äußerste Schicht der Suprachorioidea geht in die innere Faserschicht der Sclera über. Schon hierdurch dokumentiert sich die Grenze zwischen Sclera und Chorioidea als unscharf und willkürlich. Dies gilt in noch höherem Grade, wenn Knorpelstücke von der Sclera aus in die Suprachorioidea hineinragen. Solche finde ich bei Acanthias acanthias, allerdings in geringer Entwickelung. In viel größerer Mächtigkeit aber tritt Knorpel bei Laemargus in, oder besser wesentlich an Stelle der Suprachorioidea auf. Er bildet hier (Fig. 10 u. 20) sehr dicke

Platten von mit Kanälchen durchzogenem, am Aequator aber radiär gefasertem Knorpel, der stellenweise mit dem hyalinen Scleraknorpel in Verbindung steht.

Die Herausdifferenzierung verschiedener Schichten in der Chorioidea ist natürlich ein Ausdruck für die eingetretene Arbeitsteilung, den verschiedenen Schichten fallen also verschiedene Funktionen zu, die im folgenden besprochen werden sollen.

Tapetum.

Das Tapetum, das keinem Selachier fehlt — Brückes Angabe (16), daß es bei Laemargus fehlt, möchte ich bezweifeln — findet sich im allgemeinen bei dunkellebigen Tieren und dürfte daher sicher von Bedeutung für das Sehen im Dunkeln sein.

Ueber seine Funktion ist eine Ansicht von Brücke (16), die auch Helmholtz (37) annimmt, weit verbreitet, daß nämlich das Tapetum als Spiegel wirke und die durch die Retina auf das Tapetum fallenden Strahlen reflektiere, so daß jedes Retinaelement von den auf dasselbe fallenden Lichtstrahlen zweimal erregt werde.

Pütter (82) verwirft diese Ansicht; das Tapetum stellt nach ihm bei Wassersäugetieren keinen Spiegel dar, sondern eine rauhe Fläche, so daß die Netzhaut im ganzen Bezirk des Tapetum einen diffusen Lichtreiz, nämlich den Reiz des von außen kommenden, durch das Tapetum diffus reflektierten Lichtes erfährt.

Darin kann ich Pütter durchaus beistimmen, nicht aber in der Erklärung der Bedeutung dieser Tatsache für das Sehen. Nach Pütter wirkt das vom Tapetum reflektierte Licht als subminimaler Unterschwellenreiz, der sich zu dem von außen kommenden Lichtreiz addiert und dadurch bewirkt, daß von außen kommende, ebenfalls unter der Empfindungsschwelle liegende Lichtreize über die Empfindungsschwelle gebracht werden und dadurch zur Wahrnehmung gelangen können.

Dies würde ich für denkar halten, wenn sich jener diffuse Lichtreiz nicht über einen großen Teil oder gar über die ganze Retina erstreckte, sondern nur diejenigen lichtperzipierenden Elemente träfe, die gerade ein Bild zu empfangen haben, und außerdem höchstens noch die diesen nahe benachbarten. Die Voraussetzung hierfür wäre am besten ein sehr unvollkommener Spiegel, und diese Voraussetzung ist bei Wassersäugetieren vielleicht noch am ehesten erfüllt.

Bei Selachiern aber finde ich häufig (Scyllium, Chimaera) ein sehr stark glänzendes Tapetum, und ich glaube daher,

daß, wenn es weniger stark glänzend ist, dies nur an der Fixierung liegt. Bei Scyllium z. B. finde ich bei Fixation mit Perényischer Flüssigkeit ein stark glänzendes Tapetum, bei Formolfixierung dagegen keine oder nur sehr geringe Spuren von Glanz. Daß namentlich die in großen Tiefen lebenden Selachier ein sehr stark glänzendes Tapetum haben, wird sehr wahrscheinlich, da dasselbe bei Teleostiern, die in großen Tiefen leben, beobachtet ist (Berger, 11).

Je vollkommener nun die spiegelnde Hohlkugelfläche ist, um so stärker und zugleich um so diffuser ist die ganze Retina beleuchtet, sobald ein Lichtreiz auf einen beliebigen Punkt der Retina trifft. Denn es läßt sich mathematisch erweisen, daß eine spiegelnde Hohlkugelfläche infolge allseitiger Reflexion gleichmäßig beleuchtet ist, sobald nur ein Punkt derselben leuchtet. Dies trifft nun auch annähernd für das mit Tapetum versehene Auge zu, in welchem natürlich als leuchtende Punkte diejenigen Punkte der Retina aufzufassen sind, in denen von außen kommende Lichtstrahlen sich sammeln. Daß dasselbe in gewissem Grade sogar für das menschliche Auge gilt, dem doch ein Tapetum fehlt, läßt sich schon aus der Möglichkeit des Augenspiegelns folgern.

Ist nun also die Retina nicht nur an einer eng umschriebenen Stelle gereizt, sondern kommt ein diffuser Lichtreiz auf der ganzen Retina hinzu, so tritt das Webersche Gesetz in Kraft, nach welchem die Empfindungsunterschiede nicht den Reizunterschieden proportional sind, sondern dem jedesmaligen Verhältnis von Reizunterschied zum schon vorhandenen Reiz: $\triangle E = c \cdot \frac{\triangle R}{R}$. Der schon vorhandene Reiz wird durch die diffuse Grundbelichtung dargestellt und durch ein glänzendes Tapetum vergrößert, die Empfindungsunterschiede werden mithin verringert, und die Reizschwelle wird erhöht, kurz gesagt: durch das Tapetum wird das Auge teilweise geblendet. Es werden also für das mit Tapetum versehene Auge manche Lichtreize unter der Empfindungsschwelle liegen, die von dem Auge ohne Tapetum empfunden werden könnten.

Hierin muß also die Bedeutung des Tapetum liegen. Wir müssen nach Lichtreizen suchen, die das im Dunkeln sehende menschliche Auge empfindet, die aber störend sind und deren Ausschaltung aus der Empfindungssphäre daher von Nutzen ist.

Solche Lichtreize sind die entoptischen Erscheinungen, die wir empfinden, sobald wir dafür sorgen, daß nur eine einzige eng umschriebene Stelle der Retina vom Licht getroffen wird und nicht, wie bei gewöhnlicher Tagesbeleuchtung, alle Netzhautteile außerdem diffus beleuchtet werden. Die entoptische Erscheinung, welche das Haupthindernis für das Sehen im Dunkeln beim Menschen bedeutet, ist das Eigenlicht der Netzhaut. Dieses Eigenlicht und die Gesichtstäuschungen, die es veranlassen kann, sind namentlich von AUBERT (2) und HELMHOLTZ (36) beschrieben worden. HELMHOLTZ sagt (S. 6), „daß die Fleckigkeit des Eigenlichts wirklich das Haupthindernis für die Wahrnehmung sehr schwach beleuchteter, namentlich kleinerer Objekte bildet, indem dieselben zwischen den Flecken des Eigenlichts verschwinden und mit solchen verwechselt werden“.

HELMHOLTZ entwickelt dann eine auf das FECHNERsche Gesetz gegründete mathematische Theorie des Einflusses der fleckigen Verteilung des Eigenlichts der Netzhaut auf die Größe der Unterschiedsschwellen, auf die hier natürlich eingegangen werden muß. Er kommt zu dem Schlusse (S. 11): Infolge der Fleckigkeit des Eigenlichts wird für kleine objektive Lichtstärken „die Wahrnehmung des Unterschieds dr deutlicher, als sie nach dem FECHNERschen Gesetz für die (scil. überall gleichmäßige) Intensität des Eigenlichts sein sollte, und der Schwellenwert dr kann also kleiner gemacht werden, ohne ununterscheidbar zu sein“. Hier liegt ein Gegensatz zwischen HELMHOLTZ' vorher mitgeteiltem Schlusse aus den Beobachtungen einerseits und seiner Theorie andererseits, ein Gegensatz, auf den übrigens HELMHOLTZ nicht eingeht. Zur Lösung des Rätsels kann wohl der Umstand beitragen, daß HELMHOLTZ's Theorie nicht den ständigen Wechsel des Eigenlichts berücksichtigt, und dieser gerade ist es, der den Wert des Auges für das Sehen im Dunklen vornehmlich herabsetzt. Die von HELMHOLTZ erwähnte Uebereinstimmung seiner Theorie mit den Messungsergebnissen von KÖNIG und BRODHUN (48) ist vielleicht nur eine scheinbare, denn niemand vermag die Helligkeit des Eigenlichts objektiv zu messen. Durch ungefähre Schätzung derselben kommt jedoch HELMHOLTZ selbst zu dem Ergebnis: „Daß die Strecke, welche sie (KÖNIG und BRODHUN) als Stärke des Eigenlichts deuten, verhältnismäßig viel zu klein ist, selbst im Vergleich zu den Flecken des Eigenlichts, ist für meine Augen unzweifelhaft.“

Jedenfalls steht es fest, daß bei schwachen Beleuchtungen das Eigenlicht der Netzhaut die Sehfunktion stört. Es liegt nun sehr

nahe, diese Verhältnisse des menschlichen Auges auf das tierische zu übertragen. Ist nun bei im Dunkeln sehenden Tieren ein Tapetum vorhanden, das für eine diffuse Gesamtbelichtung der Netzhaut sorgt, so ist es sehr wohl denkbar, daß dadurch zwar die Empfindlichkeit für Lichtunterschiede herabgesetzt wird, daß dafür aber die störenden Lichtreize des Eigenlichts unter die Empfindungsschwellen gebracht werden und so das Tier vor den Täuschungen bewahrt wird, denen wir Menschen ausgesetzt sind.

Was die Ausdehnung des Tapetum betrifft, so ist diese stets ziemlich bedeutend; doch zeigt sich mitunter (Scyllium, Chimaera) deutlich eine Bevorzugung des horizontalen Meridians durch stärkere Entwickelung des Tapetum, wodurch die entsprechende Region der Netzhaut als die Region des schärfsten Sehens charakterisiert wird, in Uebereinstimmung mit dem im Kapitel „Retina“ gezogenen Schlusse.

Das schwarze Pigment, welches dem Tapetum der Selachier eigentümlich ist, dient zweifellos zur Abschwächung des durch die irisierenden Kristalle hervorgerufenen Glanzes. Es findet sich demgemäß am stärksten bei den tagesmunteren Arten (Acanthias, Mustelus), am schwächsten bei den in großen Tiefen lebenden (Spinax, Chimaera). Da die Pigmentzellen der Chorioidea der Wirbeltiere kontraktil sind (Münch, 75), so ist es wahrscheinlich, daß die Fortsätze der Pigmentzellen im Selachierauge auch eingezogen und ausgestreckt werden können, so daß das Tier im stande ist, den Glanz des Tapetum nach Bedürfnis zu verstärken und abzuschwächen [1]).

Choriocapillaris.

Die das Tapetum durchsetzenden und bis an das Chorioideaendothel tretenden Gefäße vikariieren mit der Choriocapillaris, und beide dienen offenbar wesentlich zur Ernährung der Netzhaut, vielleicht auch des Tapetum. Was im einen Falle diese, im anderen jene Ausbildung dieses Ernährungsapparates bedingte, weiß ich nicht zu sagen, es ist nur festzustellen, daß die Choriocapillaris

1) Anmerkung bei der Korrektur: Dies scheint mir sicher mit der Tatsache übereinzustimmen, die ich inzwischen in der biologischen Station zu Bergen konstatierte, daß bei starker Belichtung des Auges von Acanthias der Glanz des Tapetum einem gleichmäßigen, glanzlosen Schwarz weicht.

bei sehr verschiedenen und ganz verschieden lebenden Selachiern gefunden wurde.

Vasculosa.

Die Haupteigentümlichkeit der Vasculosa, das Fehlen der Media in den sehr zahlreichen venösen Blutbahnen, deutet auf eine große Passivität des Venenapparates hin. Der Abfluß des Venenblutes wird offenbar nur durch den arteriellen Blutdruck bewirkt. Durch die große Menge der venösen Blutbahnen wird wahrscheinlich eine gute sogenannte „Windkesselwirkung" erzielt und ein konstanter Druck im Auge bis zu gewissem Grade garantiert. Dies ist sehr wesentlich für Fische, deren Auge in verschiedenen Meerestiefen verschiedenen äußeren Druckhöhen ausgesetzt ist.

Wird jedoch der Außendruck so stark und dauernd erhöht, daß die kompensierende Wirkung der Windkesseleinrichtung damit nicht Schritt halten kann, so wird wahrscheinlich durch die schiefen Durchbohrungen, mit denen alle Gefäße die Sclera durchbohren, der Blutabfluß nach dem bekannten Prinzip der schiefen Durchbohrung vermindert oder verhindert, und es wird, allerdings unter Erhöhung des Druckes, wenigstens eine konstante Flüssigkeitsmenge im Bulbus erhalten und dieser dadurch vor Deformationen seiner Gestalt bewahrt.

Suprachorioidea.

Wir kommen endlich zur Suprachorioidea. Sie fehlt bei allen den Selachiern, bei welchen zwischen Bulbus und Cranium nur sehr weniges retrobulbäres Gewebe liegt, wie bei den Fischen mit relativ sehr großen Augen, Chimaera und Spinax, ferner bei Galeus, Mustelus, Carcharias, Scyllium, Lamna, Selache, sie ist dagegen vorhanden bei Laemargus, Acanthias und bei denen, deren relativ kleineres Auge vom Cranium infolge dorsiventraler Abplattung weiter entfernt ist, d. h. bei allen Plattfischen: Squatina, Raja, Torpedo. Bei diesen ist sie, wie schon gesagt, stets am stärksten am Augengrunde entwickelt, am Aequator ist sie stets auf Null reduziert. Sie stellt offenbar nur ein Füllgewebe dar, welches, im Augengrunde zwischen Sclera und Gefäßschicht der Chorioidea eingeschoben, eine Verlängerung des Bulbus kranialwärts ermöglicht und so das Auge gleich anderen Teilen in der Querrichtung zur Körperachse verlängert. In dieser Schicht liegt

natürlich zum Teil der Sehnerv, dessen Bindegewebsscheide in die Suprachorioidea ausstrahlt, ferner liegen in ihr die Gefäße, die bei Arten mit dünner Chorioidea und ohne Lamina fusca ausgesparte Rinnen in der Sclera für sich beanspruchen. Die bei Acanthias (Fig. 1) konstatierte Anordnung der Bindegewebsfasern zu radiären Faserzügen und die Verminderung der Fasersubstanz zwischen diesen Faserzügen dient jedenfalls der möglichst großen Ausnutzung von möglichst wenigem Material. Die Lagerung der Gefäße zwischen den Faserzügen, nicht innerhalb derselben, bedeutet weiter nichts, als daß jene Faserzüge zweckmäßig so verlaufen, daß sie niemals auf die Gefäßstämme treffen, sondern zwischen sie hindurch verlaufen. Durch Aufnahme von Knorpel übernimmt bei Laemargus die Suprachorioidea zum Teil die Aufgabe der Sclera.

Er soll schon hier auf die im Kapitel „Bulbusstütze" näher zu besprechende Tatsache hingewiesen werden, daß die Suprachorioidea stets in den Augen auftritt, die einer Bulbusstütze aufsitzen. Sie fehlt stets, wenn die Bulbusstütze gleichfalls fehlt oder (bei Lamna, Selache und Carcharias) rudimentär ist. Bei Centrina fehlt die Bulbusstütze, die Suprachorioidea ist bei einem Individuum vorhanden, beim zweiten fehlt sie, diese individuelle Variation läßt sie hier als rudimentär erscheinen.

3. Corpus ciliare.

Für das Selachierauge ist die Ausbildung eines mit dem Corpus ciliare der höheren Wirbeltiere verglichenen Organs charakteristisch. Dasselbe folgt als Fortsetzung der Chorioidea unmittelbar nach vorn auf den der Pars optica retinae anliegenden Teil der Chorioidea und stellt eine im Bereich der Grenze von Sclera und Cornea liegende Zone von Radiärfalten dar. Die durchschnittliche Dicke ist gleich der der benachbarten Chorioidea und Iris. Meist reicht es bis auf die Unterseite der Iris, die es also zum Teil noch bedeckt. Gewöhnlich setzen sich die Radiärfalten stark geschwächt auf die Unterseite der Iris fort. Der Verlauf der Falten ist im allgemeinen ein ziemlich regelmäßiger und streng radiärer, nicht selten aber verschmelzen 2 Falten nach innen zu einer, oder eine einzelne verstreicht völlig nach innen. Die Verschiedenheiten der Form der Ciliarfalten sind nicht im entferntesten mit den von Virchow (101) beschriebenen mannigfaltigen Formen bei Säugetieren zu vergleichen. Wichtiger

als die geringen Formbesonderheiten sind die Größenverhältnisse der Falten. Stets sind die Falten ganz erheblich viel schwächer als im Säugetierauge, da sie höchstens nach Zehnteln von Millimetern zu messen sind. Ziemlich scharf gefältelt finde ich diese Zone bei Mustelus, erheblich schwächer bei Acanthias, Chimaera und vielen anderen, sehr schwach aber, so daß die Falten kaum sichtbar sind, bei Spinax. Natürlich ist die Größe der Falten auch abhängig von der Größe des Auges, und so finde ich sehr kräftige Faltungen in dem großen Auge von Lamna cornubica, sehr schwache bei Squatina und Torpedo. Stets liegt über der Faltenzone das gelatinöse Häutchen, das als eine Art Zonula Zinnii vom pupillaren Rande des Corpus ciliare zur Linse zieht.

Was die Histologie dieses Teiles betrifft, so verlaufen in demselben viele Gefäße mit nur endothelialer Wandung, sehr viel weniger Arterien. Die Falten aber sind, wovon ich mich bei Acanthias und Mustelus überzeugte, fast ausschließlich Bildungen der Retina, zwischen die beiden Blätter einer Falte ragt stets nur sehr wenig Pigmentzellen enthaltendes Bindegewebe (*bdg*) hinein (Taf. XXIX, Fig. 4. Der Schnitt ist schief durch den Ciliarfortsatz geführt, so daß dieser stark verlängert und verbreitert erscheint). Stellenweise findet sich darin auch wohl eine Kapillare, die aber offenbar nur zur Ernährung der Falten dient und nicht mit den großen Gefäßansammlungen im Säugetierauge vergleichbar ist. Das Außenblatt der Retina ist stets stark pigmentiert, das Innenblatt pigmentfrei.

Dorsal und ventral im Auge sind die mittelsten Falten häufig pupillarwärts verlängert, häufig auch verkürzt, wodurch jedesmal hervorgerufen wird, daß sie gerade dorsal bis zum Ligamentum suspensorium lentis, ventral bis zum Linsenmuskel reichen, und nicht weiter nach innen.

Die Uebereinstimmungen der Faltenzone mit dem Corpus ciliare der höheren Wirbeltiere sind in der Lage zur Chorioidea und Iris, zur Sclera-Corneagrenze und zur Zonula Zinnii, sowie in der Radiärfältelung zu suchen. In diesen Beziehungen gleicht das Gebilde dem echten Corpus ciliare, und ich stehe daher nicht an, es auch hier als Corpus ciliare zu bezeichnen, trotz der wichtigen Unterschiede, unter denen vielleicht weniger das Fehlen besonderer Processus ciliares, bei weitem mehr aber das Fehlen der Ciliarmuskeln bei Selachiern in Betracht kommt. Hat man doch auch nie Bedenken getragen, eine Fischiris, die in der Muskulatur nicht nachgewiesen werden konnte, als Iris

zu bezeichnen. Das Fehlen besonderer Processus ciliares aber ist wohl nur der Ausdruck der überhaupt schwächeren Entwickelung des Organs bei Selachiern.

Ueber die Funktion des Corpus ciliare ist man nicht einmal bei Säugetieren ganz im Klaren. Feststehend ist nur auf Grund von Experimenten, daß es der Absonderung — um einen möglichst indifferenten Ausdruck zu gebrauchen — von Kammerwasser dient. Außerdem wird namentlich von Rabl (84) vermutet, daß es der Regulierung des intraokularen Druckes bei Accommodationsbewegungen diene. Wenn Hess und Heine (40) bei den Accommodationsbewegungen keine Druckschwankungen konstatierten, so soll deren Fehlen eben, nach Rabl, der Regulation des Druckes durch das Corpus ciliare zuzuschreiben sein.

Kehren wir nun zu den Selachiern zurück, so hält man die Absonderung von Kammerwasser durch das Corpus ciliare bei ihnen deshalb für wahrscheinlich, weil unter den Fischen im allgemeinen das Corpus ciliare mit Netzhautgefäßen zu vikariieren scheint. Fehlt das Corpus ciliare, wie bei den Knochenfischen, so dürfte der Flüssigkeitswechsel des Glaskörpers vom Kammerwasser aus erfolgen (Leuckart, 55). Schwierigkeiten scheint mir dabei allerdings das dem Corpus ciliare aufliegende gelatinöse Häutchen zu bereiten, dessen Durchlässigkeit für die Serumflüssigkeit dabei angenommen werden muß.

Die zweite Funktion, die Regulierung des intraokularen Druckes bei Accommodationsbewegungen, kommt dem Corpus ciliare in dem Selachierauge offenbar nicht zu, denn die Hauptbedingung hierfür, nämlich das Vorkommen von Gefäßen in den Fortsätzen, fehlt hier. Erhebliche plötzliche Schwankungen des intraokularen Druckes durch Accommodationsbewegungen kommen im Selachierauge aber sicher überhaupt nicht vor, da die Accommodation der Selachier im Gegensatz zu der der Teleostier gar nicht nachweisbar ist (Beer, 6) und höchstens sehr rudimentär ausgebildet sein kann.

Nun ist aber noch nicht alles am Corpus ciliare der Selachier erklärt, und zwar besonders nicht das Auftreten der Radiärfalten in ihrer verschiedenen Stärke. Sicher wird durch diese eine Vergrößerung der Oberfläche bewirkt. Was den Zweck dieser Oberflächenvergrößerung betrifft, so ist vielleicht die Vermutung gerechtfertigt, daß sie einfach nur eine stärkere Befestigung der Zonula Zinnii ermöglichen sollen.

Durch diese Vermutung wird manches erklärt. Am stärksten sind ja die Radiärfalten bei Mustelus ausgebildet, wo auch der

Linsenmuskel verhältnismäßig kräftig ist und das das Corpus ciliare deckende Häutchen auch besonders stark sein soll (VIRCHOW, 100). Bei Selachiern mit kleinem Linsenmuskel, deren Linse also am allerwenigsten bewegt wird, wie Acanthias vulgaris und ganz besonders Spinax, ist die Ausbildung der Falten auch sehr schwach. Ferner wissen wir jetzt, warum die Falten häufig dorsal und ventral verkürzt oder verlängert sind, so daß sie gerade die für die Accommodation bedeutsamsten Teile der Zonula, nämlich das Ligamentum suspensorium und die „Sehne" des Muskels, erreichen. Kommt eine ähnliche Funktion auch den Falten im Corpus ciliare der Säugetiere zu, so erklärt es sich auch ohne die Hypothese von der Regulation des intraokularen Druckes, warum die Processus ciliares unter den Säugetieren stets bei denen die stärkste Ausbildung zeigen, bei welchen der Accommodationsmuskel am kräftigsten wirken muß, eine Tatsache, auf die RABL (84) hinweist. Unerklärt aber bleibt das Fehlen des Corpus ciliare bei Teleostiern und die Tatsache, daß sich die Ciliarfalten meist auf die Unterseite verschwächt fortsetzen. Letzteres wurde auch von VIRCHOW (101) in Säugetieraugen beobachtet.

4. Iris.

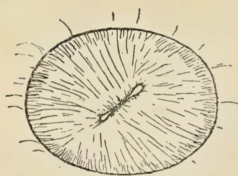
Die Iris tritt bei Selachiern in zwei bezw. drei verschiedenen Typen auf, die scharf gegeneinander abgegrenzt sind und sehr leicht die Selachier in die drei biologischen Gruppen einteilen lassen, die schon im Kapitel „Retina" beiläufig wiederholt genannt wurden.

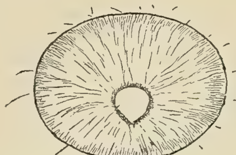
Will man zwei Typen aufstellen, so muß man scharf unterscheiden zwischen den Nachtselachiern, deren Iris bei der Tagesmiosis nur eine äußerst schmale spaltförmige Pupille offen läßt, und den Tag- und Tiefenselachiern, die beide einer so stark schließbaren Pupille nicht bedürfen und daher eine Iris mit weiter geöffneter, runder Pupille besitzen. Da es aber wahrscheinlich ist, daß die im Dunkeln lebenden Tiefenselachier von Nachttieren abstammen und ihre Iris jedenfalls in Bezug auf Ausdehnung und Kontraktionsfähigkeit wesentlich hinter der Iris der Tagselachier zurücksteht, so ist es biologisch richtiger, folgendermaßen zu klassifizieren:

1) Nachtselachier: Pupille bei Tage spaltförmig, sehr eng: Scyllium, Torpedo, Squatina, Lamna, Selache (cf. Fig. 25).

2) Tagselachier: Pupille rundlich und weiter: Galeus, Mustelus, Acanthias, Centrina, Carcharias (cf. Fig. 26).

3) Tiefenselachier: Pupille gleichfalls rundlich, noch viel weiter: Spinax, Chimaera (cf. Fig. 27).


Fig. 25.


Fig. 26.

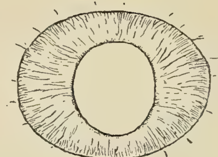

Fig. 27.

Fig. 25. Schema der Iris der Nachtselachier.
Fig. 26. Schema der Iris der Tagselachier.
Fig. 27. Schema der Iris der Tiefenselachier.

Als Unterabteilung würden zu 1) die mit Operculum pupillare versehenen Rochen gehören, die auch Nachttiere sind.

Damit ist das Wesentliche über die makroskopische Anatomie der Iris erschöpft, hinzuzufügen ist nur noch, daß erklärlicherweise die Iris dorsal und ventral stark verdickt ist, wenn nahe ihrem Rande Linsenmuskel und Ligamentum suspensorium lentis an ihr befestigt sind.

Dem mikroskopischen Bau nach läßt die Pars mesoblastica iridis keine große Regelmäßigkeit in der Anordnung von Schichten erkennen; wo im speziellen Teile Schichten beschrieben wurden, ist dies wenig wesentlich. Pigment findet sich meist in der Umgebung der Gefäße, sowie in der Argentea, deren Hauptbestandteil kristallartige Elemente sind. Solche finde ich nur bei Acanthias, bei den übrigen dürften sie jedoch in vivo nicht oder nicht immer fehlen und nur durch die Fixierungsmittel zerstört sein. Wesentlich ist das gänzliche Fehlen von mesodermalen Muskelfasern, die ich in der Iris ebenso wenig wie im Corpus ciliare oder in der Chorioidea fand. Insbesondere kann ich die von Haller (34) in seinem neuen Lehrbuch gezeichneten und beschriebenen Muskelfasern, die sich von der Iris gegen die Sclera und Chorioidea hin erstrecken sollen, nicht bestätigen.

Nach Beer (6) sind jedoch den Selachiern sehr lebhafte Irisbewegungen eigen, und dem entspricht es, daß sie sehr deutlich erkennbar epitheliale Muskulatur in der Iris besitzen.

Koganëi (46) fand schon den Sphincter bei Carcharias und Scyllium, während er sein Fehlen bei Heptanchus und bei Galeus canis vermeldete. — Ueber die histologische Beschaffenheit und die morphologische Bedeutung der Irismuskulatur bei Selachiern erfahren wir jedoch noch nichts. Meine Untersuchungen führten zu Ergebnissen, die mit den bei höheren Wirbeltieren neuerdings

gewonnenen Ergebnissen in so überraschender Weise im Einklang stehen, daß man sagen kann, die bekannte „Dilatatorfrage“ und überhaupt die Frage nach dem Ursprunge der gesamten Irismuskulatur wäre nicht so leicht zum Gegenstande so lebhafter Kontroverse geworden, hätte man die so einleuchtenden Bilder gekannt, die man durch Querschnitte durch die Selachieriris erhält.

Durch die neueren Forschungen von Grynfellt (33a), Heerfordt (35), Nussbaum (78, 79), Szili (95), Herzog (39) und anderen ist unzweifelhaft nachgewiesen worden, daß der Dilatator und Sphincter der höheren Wirbeltiere aus dem Außenblatte der Pars iridiaca retinae entstehen. Auf einem gewissen Stadium besteht die Sphincteranlage des Hühnchens nach Szili aus verdickten Zellen des Außenblattes, die dicht an der Umschlagstelle der beiden Blätter liegen. Vergleichen wir mit diesem Befunde die ausgebildete Irismuskulatur der Selachier (Taf. XXIX, Fig. 1—3), so zeigt sich, daß beide im Prinzip völlig miteinander übereinstimmen: während das pigmentierte Innenblatt (*i.b*) der Pars iridiaca retinae stets einschichtig bleibt, steht das Außenblatt (*a.b*), im allgemeinen gleichfalls einschichtig, mit der am Irisrande befindlichen, namentlich bei Acanthias, Scyllium, Squatina deutlich erkennbaren, aber auch bei anderen Haien nachweisbaren, aus pigmentierten glatten Muskelzellen bestehenden, vielschichtigen Irismuskulatur in so innigem Zusammenhange, daß an ihrer Zusammengehörigkeit nicht der mindeste Zweifel auftauchen kann, sondern man sagen muß, die Epithelzellen gehen am Irisrande in Muskelzellen über. Da selbstverständlich der epitheliale Charakter des Retinaepithels der ursprünglichere ist, so sind mit der größten Sicherheit und in bester Harmonie mit den Befunden bei höheren Wirbeltieren die Muskelzellen der hier vorliegenden Irismuskulatur als Derivate des Retinaepithels, also als Epithelmuskelzellen zu betrachten. Diese Tatsache lehrt also hier das erwachsene Tier mit derselben Beweiskraft, die beim Säugetier und Vogel nur vom Embryo zu erreichen war. Im Vergleich zu diesen höheren Wirbeltieren stellen also die Selachier hierin einen auf früherer Entwickelungsstufe zur Differenzierung des Gewebes geschrittenen Typus dar.

Im einzelnen bietet die Irismuskulatur mancherlei Besonderheiten, die jedoch weniger wesentlich sind als die angeführte allgemeine Tatsache. Bei Spinax und Chimaera, deren Pupille sehr weit ist, ist die Irismuskulatur äußerst schwach entwickelt. Fast überall ließen sich Sphincter- (*sph*) und Dilatatorfasern (*dil*) nachweisen. Ihr Verlauf zeigt sich übrigens, da die Pigmentierung

nicht sehr stark ist, in hinreichend dünnen, auf gewöhnliche Weise behandelten Schnitten mindestens ebenso deutlich als nach Entpigmentierung nach der bekannten Griffithschen Methode.

Eine besondere Art der Ausbildung, die mir ihrer Bedeutung nach nicht völlig klar geworden ist, zeigt sich im Operculum pupillare der Rochen. Dasselbe ist bekanntlich ein von oben her die Pupille bedeckender Irisfortsatz, der einem vielfach zerteilten Pflanzenblatte gleicht. Hier scheint mir das äußere Blatt an der Unterseite des Operculum hohe stark pigmentierte Cylinderzellen zu bilden, am Rande aber Muskelzellen, die senkrecht zum Rande, d. h. radiär verlaufen. Ueber die Bewegungen des Operculum sagt Milne-Edwards (70): „Dans l'état ordinaire elles (lanières) sont relevées derrière la portion supérieure de l'iris, mais sous l'influence d'une pression exercée sur le dessus de l'œil, elles se développent et ferment la pupille."

Der Grund für das Auftreten des Operculum pupillare dürfte im Fehlen beweglicher Augenlider bei Rochen zu suchen sein. Bei Torpedo fehlt jedoch das Operculum gleich der Beweglichkeit der Augenlider, und die Iris hat trotzdem eine spaltförmige Pupille wie bei Nachthaien.

Bei Galeus konnte festgestellt werden, daß die Pupillenweite selbst am toten Tier beträchtlichen Schwankungen unterliegt, ebenso bei Acanthias acanthias. Die Grenze der Pupillendilatation ist aber damit sicher noch nicht erreicht, obwohl die weiteste von mir gefundene Pupille schon mehr als den dreifachen Durchmesser der engsten hat.

Bei maximal erweiterter Pupille läßt nach Beer (6) die Iris der Selachier stets den Linsenrand sehen, es entsteht also ein aphakischer Raum, dessen Wirkung, wie wir mit Pütter (82) annehmen, gleich der Wirkung des Tapetum lucidum in einer diffusen Nebenbelichtung der Netzhaut besteht. Ueber den Zweck dieser Einrichtung ist also dasselbe zu sagen wie beim Tapetum lucidum.

5. Linse.

Das im folgenden über die Linse Mitgeteilte bezieht sich zum größten Teile nicht nur auf die Linse der Selachier, sondern auf die Linse der Fische überhaupt und ist das Resultat nicht sowohl eigener Beobachtungen, als vielmehr von Literaturstudien.

Die Unterschiede der Fischlinse gegen die Linse der Landtiere erklären sich bekanntlich aus einem doppelten Erfordernis:

die Fischlinse muß erstens, da das Wasser, in dem die Fische leben, stets gewisse Mengen Licht absorbiert, eine größere Menge Licht einfallen lassen, sie muß also größer sein; und zweitens muß sie, da das Wasser einen höheren Brechungskoeffizienten hat als die Luft, ihrerseits das Licht stärker brechen als die Landtierlinse.

Zu einer vollständigeren biologischen Würdigung der Fischlinse werden wir durch Schlußfolgerungen aus den Ermittelungen MATTHIESSENS geführt.

MATTHIESSEN (64) wies bekanntlich nach, daß die kugelige Fischlinse dadurch, daß der Brechungsindex der Linsensubstanz von den äußeren Linsenschichten nach dem „Kernzentrum“ zu nach einem bestimmten mathematisch formulierten Gesetze[1]) zunimmt, zu einer aplanatischen und periskopischen wird, d. h. nicht nur die „Zentralstrahlen“, sondern auch die „Randstrahlen“, die den Linsenrand treffen, werden in einem Punkte der Netzhaut vereinigt und rufen, natürlich bei richtiger Einstellung, keinen Zerstreuungskreis hervor.

Dies ist in zweifacher Hinsicht wesentlich. Da die Randstrahlen nicht abgeblendet zu werden brauchen, so kann die Fischlinse im Verhältnis zur Landtierlinse bei gleichem Durchmesser mehr Lichtstrahlen sammeln, eine Eigenschaft, die, wie wir mit PÜTTER (82) erkennen, für die unter Wasser im Halbdunkel lebenden Tiere nur vorteilhaft ist. Ferner kann das Fischauge die für die Fische sehr günstige extrem seitliche Lage am Kopfe einnehmen, in der es beim Vorwärtsschwimmen des Fisches vor dem Druck der zu durchdringenden Wasser möglichst gut geschützt ist, ohne die Fähigkeit zu verlieren, Lichtstrahlen, die von einem vorwärts in der Richtung der Körperachse liegenden Punkte kommen, auf der Netzhaut zu sammeln. Diese Lichtstrahlen treffen dabei die nasale Fläche der Linse und geben trotzdem deutliche Bilder.

Zu weiteren Schlüssen kommen wir auf Grund folgender Tatsachen:

---

1) Dies Gesetz lautet: $n = N_1 \cdot \left(1 + \zeta \frac{b^2 - y^2}{b_2}\right)$, worin n den auf Luft bezogenen Index einer jeden Schicht, N_1 den auf Luft bezogenen Index der äußersten Linsenschicht, der Linsenkapsel (Corticalis), b den Linsenradius, y den Abstand einer jeden Schicht vom Zentrum und ζ eine bei Fischen sehr große Constante, das „Inkrement des Brechungsindexes“ bezeichnet, die aus der Formel $N_m = N_1 \ (1 + \zeta)$, in welcher N_m den Index des Kernzentrums bedeutet, gewonnen wird.

1) Die Fischlinse ist, wie schon erwähnt, nahezu oder vollkommen kugelig, während die Linsen der Landtiere stets mehr oder weniger flach sind.

2) Der Brechungsindex der gesamten Linse, der sogenannte „Totalindex", ist bei Fischen höher als bei Säugetieren (MATTHIESSEN, 65).

3) Die Zunahme der Brechungsindices der einzelnen Linsenschichten [1]) von außen nach innen, oder das „Inkrement des Brechungsindexes", ist bei Fischen im Verhältnis zur Landtierlinse sehr hoch (MATTHIESSEN, 68).

4) Der Index der äußersten Linsenschicht, das Inkrement der Indices und der Index des „Kernzentrums" und der Totalindex der Fischlinse sind nicht nur höher als bei Landtieren, sondern sie sind ziemlich konstant, während diese Größen bei Linsen von Landtieren stärker schwanken [2]).

---

1) Wenn ich den von MATTHIESSEN gebrauchten Ausdruck „Linsenschichten" anwende, so denke ich natürlich nicht etwa an einen geschichteten Bau der Linse, die „Schichten" bestehen vielmehr nur in der Vorstellung, in Wirklichkeit aber ist die Linse, wie wir durch RABL (83) wissen, nicht geschichtet, und wir gehen gewiß nicht fehl, wenn wir auch eine stetige Zunahme des Brechungsindexes der Linsensubstanz von außen nach innen annehmen.

1) Wie weit und innerhalb welcher Grenzen dies zutrifft, läßt sich am besten aus den für den Index des Kernzentrums ermittelten Werten ersehen. Dieselben betragen bei Fischen, bezogen auf Luft

Karpfen	1,5247	(MATTHIESSEN, 65)
Brachsen	1,5059	(„ 65)
Mullus	1,5247	(„ 65)
Hecht	1,5203	(„ 65)
Dorsch	1,5247	(„ 65)
Seebarsch	1,5260	(„ 62)
Wels	1,5396	(„ 67)

während bei Säugetieren größere Schwankungen innerhalb geringerer Werte, nämlich von 1,4037 bei Simia (MATTHIESSEN, 65) bis 1,4751 bei Walen (MATTHIESSEN, 68) vorkommen. — Die hier genannten Zahlen sind unter den von MATTHIESSEN in den verschiedenen Schriften gemachten verschiedenen Angaben die das meiste Vertrauen verdienenden, denn sie beruhen auf Berechnung aus dem Index der Corticalis und dem Inkrement der Indices, und dieser Weg führt zu genaueren Resultaten als direkte Messung (MATTHIESSEN, 64), oder gar als die Berechnung der Werte aus den Dimensionen des Auges in älteren Zeichnungen (MATTHIESSEN, ibid.). Nur der Wert für den Seebarsch ist nach den von MATTHIESSEN selbst gemessenen Dimensionen des Auges bestimmt worden, und der für Wale durch direkte Messung.

Aus diesen Tatsachen lassen sich folgende Schlüsse ziehen.

ad 1) Die brechende Kraft der Linse kann bei konstantem Durchmesser durch verstärkte Wölbung der Linsenflächen nur so lange gesteigert werden, bis die Linse kugelig ist. Dieses Maximum der Wölbung ist bei Fischen erreicht, ein Plus wäre nicht möglich. Selbst wenn man auf Grund theoretischer Erwägungen eine Steigerung der Wölbung für möglich erklären wollte, nämlich durch Herstellung einer in der Richtung der Achse verlängerten Linse, so ergibt sich doch deren Unmöglichkeit für den Organismus der Fische daraus, daß bei ihnen, bei denen es doch auf stark gewölbte Linsen abgesehen ist, die Linsen stets entweder völlig kugelig oder nur sehr wenig abgeplattet, nie aber auch nur eine Spur verlängert sind.

ad 2, 3 und 4) Wie wir wissen, wird eine Erhöhung des Brechungsindexes dadurch erreicht, daß die Linsenfasern einem der Verhornung ähnlichen Prozeß unterliegen. Daß dieser Prozeß bei einem bestimmten Grade der Verhornung seine Grenze erreichen muß, ist geradezu selbstverständlich. Da die Indices bei Fischen höher als bei Säugetieren sind und zugleich weniger variieren und die Zunahme der Indices von außen nach innen sehr rasch erfolgt, so muß angenommen werden, daß auch das Maximum der Verhornung und damit auch das Maximum der Brechkraft erreicht ist, ein Plus wäre auch in dieser Hinsicht nicht möglich.

Wir sehen also, daß die Fischlinse sowohl hinsichtlich ihrer Form als auch hinsichtlich ihres Brechungsindexes eine Maximalleistung des tierischen Organismus darstellt.

Durch diese merkwürdige Eigenschaft wird zugleich das Verhalten der Linse bei den Fischen ein sehr gleichartiges, die Linse bietet nicht so viele Mannigfaltigkeiten wie die Landtierlinse.

Die hiermit und mit dem Erfordernis deutlicher Bilder zusammenhängenden Eigenschaften der Retina und deren Rückwirkungen auf die Form und Größe des gesamten Bulbus werden in den entsprechenden Kapiteln besprochen.

Matthiessens Ermittelungen, mit deren Gültigkeit auch unsere Schlußfolgerungen stehen und fallen, beziehen sich zwar nur auf Teleostier, nicht auf Selachier. Daß unsere Schlußfolgerungen aber auch für Selachier gelten, können wir aus der gleichfalls kugeligen Form der Selachierlinse, aus ihrer im Kapitel „Retina“ erschlossenen Eigenschaft der Periskopie, sowie aus der Gleichheit der Lebensbedingungen aller Fische mit größter Gewißheit durch Analogieschluß erkennen.

Eine stärkere Brechkraft der Linse kann ferner ceteris paribus durch Verkleinerung der Linse erzielt werden, da hierdurch die Linsenflächen stärkere Krümmungen erhalten. Da nun die Selachierlinse bei maximal erweiterter Pupille stets ihre ganze Vorderfläche bis zum Aequator den Lichtstrahlen bietet (Beer, 6), so muß man annehmen, daß die Linse nicht größer ist, als es unbedingt erforderlich war, und die Verkleinerung so weit getrieben wurde, wie es die äußeren Lebensbedingungen des Tieres gestatteten.

Daß die äußeren Lebensbedingungen hierbei wesentlich mitsprechen, geht aus der folgenden Tabelle hervor, in welcher der Linsendurchmesser mit der Körperlänge verglichen wurde. Der Linsendurchmesser wurde natürlich durch direkte Messung ermittelt, ebenso die Körperlänge, wenn ganze Tiere zur Verfügung standen. Wo nur die über die Rückenflosse hinaus reichenden Vorderteile der Tiere zur Verfügung standen, wurde die Körperlänge durch proportionale Vergrößerung der Abbildungen von Joh. Müller und J. Henle (73) ermittelt (Mustelusarten). Standen bloß Augen zur Verfügung, daneben aber Museumsexemplare, so wurde die Körperlänge und die Hornhautlänge des Museumsexemplares sowie die Hornhautlänge des untersuchten Auges gemessen und daraus die Körperlänge des ehemaligen Besitzers dieses Auges ermittelt (Spinax, Chimaera). Die Ungenauigkeit, die hierin liegt, da das Verhältnis der Augengröße zur Körperlänge bei jüngeren Tieren wahrscheinlich ein anderes als bei älteren ist, kommt nicht in Betracht, da nur solche Vergleichsexemplare gewählt wurden, deren Augengröße der Größe des untersuchten Auges nahestand. Tiere, von denen nur Augen zur Verfügung standen und deren Körperlänge nicht ermittelt werden konnte, fanden in der Tabelle (p. 789) keine Aufnahme.

Aus dieser Tabelle geht mit Evidenz folgendes hervor:

1) Plattfische, die am Grunde leben und daher meist nach oben blicken müssen, in deren Auge also viel Licht fällt, haben die relativ kleinsten Linsen (Raja und Squatina, bei welchem letzteren sogar die Augenachse schräg aufwärts gerichtet und die Linse daher am allerkleinsten ist).

2) Größer sind die Linsen der Taghaie mit seitlich liegenden Augen (Carcharias, Acanthias, Mustelus, Galeus).

3) Noch größer ist die Linse des Nachthais Scyllium.

4) Die größten Linsen besitzen die in großen stets dunklen Tiefen lebenden Arten (Spinax, Chimaera).

	Name	Linsen-durchmesser in mm	Körper-länge in mm	Verhältnis des Linsendurchmessers zur Körperlänge
1	Squatina squatina	2,5	350	1 : 140
2	Raja asterius	8,8	1250	1 : 140
3	Raja batis	3,8	510	1 : 130
4	Carcharias glaucus	12,0	1400	1 : 117
5	Acanthias acanthias	10,5	880	1 : 84
6	Mustelus laevis	5,0	370	1 : 74
7	Mustelus mustelus	6,2	415	1 : 69
8	Galeus galeus	5,8	380	1 : 66
9	Scyllium canicula	6,5	450	1 : 62
10	Acanthias blainvilli	7,2	350	1 : 49
11	Spinax spinax	8,0	390	1 : 49
12	Chimaera monstrosa	16,0	700	1 : 44

Auffallend ist nur die tiefe Stellung von Acanthias acanthias in der Reihe, der auf gleicher Stufe mit dem Tiefenhai Spinax spinax steht.

In dieser Tabelle zeigt sich deutlich die Abhängigkeit der Linsengröße von dem Bedürfnis nach Licht.

Die Anordnung der Linsenfasern ist nach Rabl (83) eine äußerst regelmäßige.

Die Dicke der Linsenkapsel schwankt von 12 (Torpedo) bis 60 μ (Chimaera) und ist damit im allgemeinen ziemlich groß, denn beim Kinde sowie beim Kalbe finde ich nur eine 7 μ dicke Linsenkapsel.

Die fast vollständige Kugelform der Fischlinse macht wahrscheinlich, wie wir mit Pütter erkennen, daß eine Accommodation durch Verstärkung der Krümmungen wie bei Säugetieren, Vögeln und Reptilien nicht möglich ist. Im übrigen sehen wir in der Dicke der Linsenkapsel, in der von Matthiessen bei Teleostiern und Ganoiden gelehrten Härte der Linsensubstanz, die wir nach oben Gesagtem auch bei den Selachiern annehmen müssen, und mit Rabl (83, 84) in der regelmäßigen Anordnung der Linsenfasern den Ausdruck fehlender Plastizität und großer Starrheit der Linse und können schon hieraus schließen, daß eine Accommodation durch Veränderung der Linsenkrümmung unmöglich ist.

6. Glaskörper und Zonula Zinnii.

Glaskörper und Zonula Zinnii sind zwar funktionell verschiedenartige, morphologisch aber gleichwertige Organe und werden daher gemeinsam behandelt.

Beide Gebilde bleiben im Selachierauge stets in inniger Beziehung zueinander. Die beobachteten Tatsachen stehen im besten Einklang mit der neuen Lehre vom hauptsächlich oder wenigstens teilweise retinalen Ursprunge der bleibenden Glaskörper, die trotz einiger Gegner (Carini, 18, de Waele, 105, 106, Bertacchini, 12, Lenhossek, 54) sich heutzutage immer mehr einzubürgern scheint, durch Arbeiten von Tornatola (98), Cirincione (22 und 23) Kölliker (47), Rabl (85), van Pee (81) ziemlich sicher gestellt und bezüglich des Glaskörpers der Selachier durch Szili (46), Schoen (91), Addario (1), Rabl (85) geprüft und bestätigt wurde. Das Ergebnis dieser Forschungen ist bekanntlich, daß Glaskörper und Zonula Zinnii hauptsächlich oder wenigstens teilweise Produkte der Zellen des inneren Blattes der Pars ciliaris retinae sind.

Am besten erlangt man einen Ueberblick über das Verhalten von Glaskörper und Zonula, wenn man durch das Auge einen Vertikalschnitt legt, der die Linse in zwei ungleiche Hälften teilen würde; der Schnitt muß also neben der Mitte geführt werden. Die Linse muß dabei aber unverletzt in ihrer Lage bleiben.

Man sieht dann die Linse etwa zur Hälfte im Glaskörper stecken. Von ihrem Aequator geht ein feines, gelatinöses Häutchen, sehr ähnlich der Zonula Zinnii im Säugetierauge, das nur als eine verdickte, festere Oberflächenschicht oder Hyaloidea des Glaskörpers erscheint, zum Innenrande des Corpus ciliare und bedeckt das ganze Ciliare. Indem es über den Glaskörper geht, schließt es diesen nach vorne ab. Es ist wahrscheinlich vollkommen identisch mit der an der oberen Seite des Glaskörperwalls befindlichen „zusammenhängenden Masse“, in die nach H. Virchow (100) bei Fischen alle Schichten des Glaskörpers übergehen. Ebenso ist es wahrscheinlich identisch mit einem von Virchow (ibid.) beobachteten Häutchen, von dem Virchow sagt „Bei Haien konnte ich ein ungefärbtes Häutchen von der hinteren Fläche der Iris abziehen“ (daß das Corpus ciliare der Selachier zum Teil der Unterseite der Iris angehört, wurde ja im Kapitel „Corpus ciliare“ gezeigt). Bei Mustelus war es nach Virchow sehr derb.

Trennt man das vordere Augensegment von dem hinteren und nimmt alsdann aus dem ersten die Linse mit einer Pinzette heraus, so haften die Glaskörperreste an dem beschriebenen, die Linse mit dem Corpus ciliare verbindenden Häutchen. Fällt, was bei Augen, in denen die Linse durch Druck von außen her aus ihrer natürlichen Lage gebracht worden ist, gewöhnlich geschieht, beim Auf-

schneiden des Auges die Linse heraus, so haftet an ihr oft der ganze Glaskörper, einschließlich des Linsenbändchens, ein Zeichen, daß diese Teile fester miteinander zusammenhängen als der Glaskörper mit der Pars optica retinae. Stets, wenn das Linsenbändchen vom Corpus ciliare abgerissen worden ist, zeigen sich Abdrücke der Falten des Corpus ciliare, und häufig haften, namentlich dorsal, auch noch Reste des Pigmentepithels daran, so daß also Linsenbändchen und Pigmentepithel des Corpus ciliare sehr fest aneinander haften.

Sofern es überhaupt gestattet ist, aus diesen Tatsachen Rückschlüsse auf die Entstehungsgeschichte zu ziehen, ergibt sich in guter Uebereinstimmung mit den Ergebnissen der embryologischen Forschungen folgendes:

1) Glaskörper und Linsenbändchen sind innig zusammengehörige Gebilde, also wahrscheinlich Gebilde gleicher Entstehung.

2) Als Ort ihrer Entstehung ist die Pars ciliaris retinae anzusehen.

Hieraus folgt, daß dieses Linsenbändchen der Fische ein der Zonula Zinnii der höheren Wirbeltiere homologes Organ ist. Es soll daher auch hier diesen Namen führen, trotz der noch zu besprechenden Unterschiede gegen die echte Zonula Zinnii.

Lenhosséks Ansicht (54) vom lentikulären Ursprung des Glaskörpers findet trotz der festen Verbindung zwischen Linse und Zonula keine Stütze, denn die Zonula ist an der Linsenkapsel befestigt, nach Lenhossék aber ist der Glaskörper von seinem Mutterboden, der Linse, viel früher losgelöst, als von einer Linsenkapsel die Rede sein kann. Die Befestigung der Zonula an der Linse kann also nur eine sekundäre sein. Das Vorkommen einer derartigen sicher sekundären festen Verbindung erinnert natürlich sogleich an die Unsicherheit, mit welcher man aus derartigen Verbindungen, wie z. B. zwischen Zonula und Pars ciliaris retina, und zwischen Glaskörper und Zonula, auf einen primären Zusammenhang schließen kann. Doch will ich hier nur zeigen, daß die Befunde bei der Präparation mit den Ergebnissen der Embryologie harmonieren.

Besondere Differenzierungen der Zonula ergeben sich an zwei Stellen, nämlich dorsal und ventral.

Dorsal ist der Zusammenhang der Zonula mit der Retina ein äußerst fester, wie die Tiefe der Falteneindrücke vom Corpus ciliare und die Mengen des anhaftenden Pigments bei der oben beschriebenen Präparation beweisen, auch ist hier die Zonula be-

sonders stark. Es wird dadurch das Linsenaufhängeband oder Ligamentum suspensorium lentis oder die „Sehne“, an der die Linse von oben herabhängt, gebildet.

Bei Selachiern konnte ich auch in mikroskopischen Schnitten nie in diesem Ligament Fasern finden, wie Virchow (99) beim Thunfisch angibt, auch ist es nie pigmentiert. Nur bei Formolkonservierung des Scyllium-Auges finde ich darin Fasern. Stets stellt es eine homogene, gelatinöse Masse dar. In dieser Hinsicht scheint es wieder dem Ligamentum suspensorium anderer Fische zu gleichen, bei denen es nach Manz (59, 60) auch seinem histologischen Baue nach nur eine „Verdickung der Hyaloidea“ ist. Vor allem aber ist es nie seitlich scharf abgegrenzt, sondern es erstreckt sich etwa über das obere Viertel des Auges und geht ganz allmählich in die übrigen Teile der Zonula über, wie es ja nur einen verdickten und verstärkten Teil derselben darstellt.

Häufig liegt das Ligamentum suspensorium jedoch nicht an dem Kegelmantel der übrigen Zonula, sondern tritt entweder nach vorn oder nach hinten etwas heraus. In solchen Fällen sind die Radiärfalten des Corpus ciliare dorsal etwas nach innen zu verlängert, bezw. verkürzt, so daß sie jedesmal bis zum Ursprung des Ligaments und nicht weiter nach innen reichen.

Ventral findet sich auf einer Papille des Corpus ciliare der Linsenmuskel. Die direkte Befestigung desselben mit der Linse ist meist sehr schwach und wird stets verstärkt dadurch, daß er durch dicke, gelatinöse, der Zonula angehörige Massen mit der Linse verklebt wird. Die Radiärfalten des Corpus ciliare erstrecken sich stets bis auf die Höhe der Papille und nicht weiter pupillarwärts. Sie sind daher an dieser Stelle verlängert, und der betreffende Teil der Zonula liegt nach innen von der übrigen Zonula, wenn die Papille des Linsenmuskels nach innen von der übrigen Breite des Corpus ciliare liegt. Dieser Teil der Zonula stellt offenbar das dar, was von früheren Untersuchern der Fischaugen als „Sehne“ der Campanula bezeichnet wurde. In seinem histologischen Verhalten bietet er nichts Besonderes.

Daß die Zonula Zinnii eine größere Konsistenz besitzt als der Glaskörper wird auch auf Mikrotomschnitten wahrscheinlich. Solche erhält man, wenn man vorsichtig, ohne die Zonula zu verletzen, die Linse aus ihrer Kapsel herauspräpariert und das Objekt dann schneidet. In diesem Schnitte stellt die Zonula eine stets homogene Masse dar, die sich vom Innenrand des Corpus ciliare zum Linsen-

äquator hinzieht. Sie erscheint gegen den Glaskörper ebenso scharf abgegrenzt wie gegen die vordere Kammer. Der Glaskörper besteht nämlich aus äußerst feinen im mikroskopischen Präparat oft schwer erkennbaren Fasern (niemals finde ich einen geschichteten Bau), von denen einige hinten am Linsenbändchen festhaften. In der Zonula konnte ich indessen im allgemeinen keine Fasern nachweisen, nur bei Scyllium finde ich solche. Dagegen findet HERZOG (39) bei Teleostiern Fasern zwischen Linsenmuskel und Linse sowie in der Zonula, und erklärt sie für cutikulare Bildungen.

Ueber die Funktion der Zonula ist es nicht nötig, viele Worte zu verlieren. Sie dient in ihrer Gesamtheit dazu, die Linse in ihrer Lage zu fixieren und den Glaskörper nach vorne hin abzuschließen. Wird die Linse bei Verengerung der Pupille nach hinten gedrückt, so dürfte die Zonula etwas gespannt werden und daher die Linse in ihre alte Lage zurückbringen, sobald die Pupille wieder erweitert wird.

Der dem Linsenmuskel zufallende Teil der Zonula dient natürlich zur Herstellung einer festen Verbindung zwischen Linse und Muskel, zwischen denen eine hinreichend feste, direkte Verbindung, wie wir durch Rückschluß erkennen, nicht möglich war.

Der als Ligamentum suspensorium lentis differenzierte Teil der Zonula hat die Aufgabe, dem Zuge des Linsenmuskels ein zweites Punctum fixum zu bieten und die Bewegung der Linse zu hemmen. Außerdem hat er vielleicht vermöge seiner Elastizität als Antogonist des Linsenmuskels zu wirken, d. h. die aus ihrer Ruhelage gebrachte Iris in die alte Lage zurückzubringen.

Ueber die Funktion des Glaskörpers ergibt sich nichts Neues. Gefäße besitzt er bei Selachiern bekanntlich nicht. Eine Ansammlung von Zellen, die mit einem Gefäßquerschnitt Aehnlichkeit haben, finde ich im Glaskörper von Spinax.

7. Accommodationsapparat.

Der Accommodationsapparat der Fische besteht nach allgemeinen Angaben aus dem Ligamentum suspensorium lentis, ferner aus der Campanula Halleri (oder dem Linsenmuskel VIRCHOWS, dem Musculus retractor lentis BEERS) und dem Processus falciformis, einer dem Linsenmuskel Gefäße zuführenden Leiste. Selbstverständlich ist der Linsenmuskel ein wesentlicherer Teil des

Accommodationsapparates als die Gefäße führende Leiste, zumal letztere ganz fehlen kann (Manz, 61, Virchow, 100).

Was nun die Selachier betrifft, so habe ich mich über das Ligamentum suspensorium schon im vorigen Kapitel ausgelassen. Ueber die Campanula und den Processus falciformis herrscht in der Literatur die größte Unklarheit, ob sie bei Selachiern überhaupt vorhanden sind oder nicht.

Sucht man die Originalarbeiten durch, so findet man nur eine einzige Angabe, derzufolge Processus falciformis und Campanula bei Selachiern vorkommen: Soemmering (90) beschreibt beide Teile bei Raja clavata. Sonst werden fast stets Campanula und Processus falciformis den Selachiern abgesprochen. Bei Acanthias acanthias fehlen sie nach Soemmering selbst. Leydig (57, 59) beschreibt beide Gebilde bei Teleostiern, fügt aber (57) ausdrücklich hinzu, daß sie den Selachiern fehlen. Dumeril (26) sagt, daß man den Processus falciformis bei Selachiern nicht findet. Manz (61) versichert das Fehlen beider Gebilde, nur bei Spinax findet er eine Campanula. Für Virchow (103) gilt es als feststehend, daß den Selachiern die Campanula fehlt. Beer (6) findet bei Selachiern keine Accomodation.

Im Gegensatz zu diesen vorwiegend negativen Angaben über das Vorkommen der fraglichen Teile bei Selachiern stehen die Auskünfte, die man durch die gebräuchlichsten Lehr- und Handbücher erhält: Leuckart (55) sagt unter Bezugnahme auf Soemmering, daß dieser die Campanula bei Rochen beschrieben habe. Wiedersheim (108) und Gegenbaur (32) sagen übereinstimmend aus, daß bei „Fischen (Selachiern, Teleostiern)“ Campanula und Processus falciformis vorkommen. Von Claus (24), Hertwig (38) und Carrière (19) werden beide Gebilde den Fischen allgemein zugeschrieben. Diese Angaben stützen sich zum Teil gewiß auf Soemmerings Mitteilung, wie bei Leuckart, der ihn zitiert, und Gegenbaur und Carrière, die die von Soemmering gelieferte Abbildung wiedergeben; zum Teil beruhen sie vielleicht nur auf einem Irrtum, der darauf zurückzuführen ist, daß Leydig den Accommodationsapparat der Teleostier gerade in seiner Mikroskopischen Anatomie der Rochen und Haie beschreibt. Bei Manz (60) ist dieser Irrtum nachweisbar; denn er sagt „Leydig, welcher die hierauf bezüglichen Untersuchungen an Individuen aus der Familie der Rochen und Haie gemacht hat“. Angeblich auf eigenen Beobachtungen dagegen beruhen die Mitteilungen und Zeichnungen eines deutlichen, langen Processus falciformis und einer kugeligen Campanula im Selachierauge in

zwei ganz neuen Lehrbüchern, nämlich in HALLERS vergleichender Anatomie (34) und in JAMMES' Zoologie pratique [45] [1]).

---

1) Die Darstellungen, die das Selachierauge in den zwei letztgenannten Büchern erfährt, zeigen deutlich, wie wenig die Eigenschaften des Selachierauges bisher bekannt sind.

In HALLERS Lehrbuch der vergleichenden Anatomie (34) wird das Auge von Scyllium catulus beschrieben und abgebildet. Fehlerhaft ist darin folgendes: Die Iris hat baumförmigen Querschnitt. Das Vorkommen von Muskelfasern, die in der Iris liegen und sich von der Iris zur Sklera und Chorioidea hin erstrecken sollen, wird behauptet. Von der Retina soll an der Unterseite der Iris nur das äußere Blatt vorhanden sein, das innere fehlen. Die Linse scheint im Auge zu schweben, über die Art ihrer Befestigung erfahren wir nichts. Vor allem besitzt aber das Auge einen sehr großen, wurstförmigen Processus falciformis, der in einen eiförmigen Knopf, die Campanula endigt. Das Fehlen des Processus falciformis steht für mich indessen vollkommen fest, obgleich ich das Auge von Scyllium catulus nicht methodisch untersuchen konnte, denn an einem Gehirnpräparat des hiesigen Instituts, welches zugleich einen Einblick in das Auge gestattet, konnte ich das Fehlen des Processus falciformis bei Scyllium catulus ebenso so sicher wie in den Augen von Scyllium canicula und anderen Haien nachweisen. Der die Campanula darstellende eiförmige Knopf ist natürlich auch völlig unrichtig dargestellt. Die Darstellung von Processus falciformis und Campanula entspricht etwa einer von LEYDIG (59) gegebenen Abbildung beider Teile, und Haller hat sich offenbar nicht getraut, das, was er bei der Sektion des Auges zweifellos nicht gesehen hat, in der Zeichnung auch fortzulassen. Daß jedoch im übrigen der Zeichnung eine selbstausgeführte Sektion zu Grunde liegt, geht aus der ziemlich richtig wiedergegebenen Form der Bulbus sowie aus der Wiedergabe vieler Einzelheiten (Muskeln, TENONsche Kapsel u. s. w.) mit Sicherheit hervor.

Viel schlimmer steht es in dieser Hinsicht mit der von JAMMES in seiner ganz neuen Zoologie pratique (45) gelieferten, durch einige Worte erläuterten Zeichnung, die das Auge von Scyllium catulus darstellen soll. Die geringe, seitliche Ausdehnung des horizontal durchschnittenen Bulbus, die sehr dünne Knorpelplatte, die in einer sehr dicken, fibrösen Sklera liegt, die dicke Cornea, die keilförmige Exkavation der Sehnerveneintrittsstelle in der Retina, der S-förmig gewundene Processus falciformis mit der klumpenförmigen Campanula, die dem Text zufolge im Zentrum(!) der Linse enthalten sein soll, alles dies erscheint mit minimalen Veränderungen in der Abbildung des Scyllium-Auges von JAMMES genau so, wie in der Abbildung vom typischen Fischauge in WIEDERSHEIMS Lehrbuch, so daß an der Identität beider Zeichnungen kein Zweifel bleibt. Wenn es in der Vorrede des Buches heißt, allen Zeichnungen lägen vom Autor selbst ausgeführte Sektionen zu Grunde, so trifft das wenigstens

Dagegen lehrt das Lehrbuch von Boas (13), daß diese Teile nur dem Teleostierauge eigen seien, ebenso das Buch von Parker und Hasswell (80) und endlich sagt Froriep (31), daß nach übereinstimmenden Angaben der Accommodationsapparat den Selachiern fehle.

Ziehen wir das Facit, so sind Processus falciformis und Campanula den Selachiern ebenso oft zugeschrieben wie abgesprochen worden.

Meine Untersuchungen ergeben das Folgende: Der Processus falciformis fehlt, die Campanula oder der Linsenmuskel ist stets vorhanden[1]).

Ich konnte den Linsenmuskel an allen Augen, die mir in hinreichend gut fixiertem Zustande zur Verfügung standen, nachweisen: Die unrichtigen Angaben Früherer beruhen, soweit sie überhaupt auf eigene Untersuchungen gegründet sind, sicher auf dem Studium ungenügend fixierten Materials. An solchem konnte ich auch stets gar nichts oder nur ganz unkenntliche Reste des Linsenmuskels erkennen. Tatsächlich sind solche Reste auch der Beobachtung älterer Forscher nicht entgangen: Soemmering (94) teilt mit, daß bei Acanthias acanthias die Processus ciliares die Linse am ventralen Rande zu berühren scheinen. Manz (61) findet bei Spinax, wie schon gesagt, eine Campanula, bei anderen Selachiern findet er einen fadenförmigen Irisfortsatz. Berger (10) beschreibt genau einen bei Selachiern beobachteten Fortsatz, der von der Iris an ihrem unteren Teile sich gegen die Linse erhebt. Nussbaum endlich hat, gelegentlichen Mitteilungen zufolge, die den Linsenmuskel tragende Papille bei Mustelus genau gesehen und beschreibt sie einmal als Sichelfortsatz (77), einmal als Musculus retractor lentis (78). Besseres und reichhaltigeres Material lehrten mich den Linsenmuskel genauer kennen. Die Methoden, denselben makroskopisch darzustellen, sind folgende. Steht nur ein Auge zur Verfügung, an dem der Accommodationsapparat dar-

für diese Figur sicherlich nicht zu. Die übrigens nach Beer (6) ganz unzureichende Zeichnung eines typischen Fischauges wird damit jetzt zur Abbildung des Auges von Scyllium!

1) Anmerkung bei der Korrektur: In letzter Stunde erhalte ich aus Triest Augen von Raja clavata, auf Grund deren ich die oben genannte, in vielen Lehrbüchern wiederholte Angabe Soemmerings endgiltig widerlegen kann. Der Processus falciformis fehlt auch hier, nur ein Linsenmuskel ist vorhanden. Da Soemmerings Beschreibung sehr bestimmt gehalten ist, so ist anzunehmen, daß ihm irgend eine Verwechselung vorgekommen ist.

gestellt werden soll, so ist es am besten, einen Vertikalschnitt durch dasselbe und zwar dicht neben der Augenachse, dieser parallel, zu führen, wobei die Linse vorsichtig in ihrer Lage belassen werden muß. Genügt ein Schnitt noch nicht, um mit hinreichender Deutlichkeit die wichtigen Teile zu zeigen, so führt man einen zweiten entsprechenden, der von der Medianebene nach der anderen Seite ebenso weit entfernt ist, wie der erste von der einen. Man hat sodann das Auge in 3 Teile zerlegt, in ein nasales und ein temporales Segment und eine mittlere, durch 2 Vertikalebenen begrenzte Zone. Letztere enthält, wenn das Präparat gut gelungen ist, die Linse und den Accommodationsapparat. Dieser besteht aus 2 Teilen, dem dorsalen Ligamentum suspensorium und einem ventralen Linsenmuskel.

Der Linsenmuskel wird fast stets von einer Papille des Corpus ciliare getragen. Diese ist es, die bei makroskopischer Untersuchung vor allem auffällt. Sie ist der Hauptsache nach bindegewebig und enthält die Gefäße für den Linsenmuskel. Die Fasern des Linsenmuskels sind nur mikroskopisch zu erkennen. Sie liegen, wie es scheint, meist vorwiegend an den seitlichen Teilen des Fortsatzes, häufig zum Teil auch an der Spitze desselben. Sie sind gleich den Muskelzellen der Irismuskulatur, Epithelmuskelzellen und entstammen zum kleineren Teil den inneren, zum überwiegend größeren dem äußeren Blatte der Pars iridiaca retinae. Hierin liegt nichts Erstaunliches, denn für Salmoniden ist schon von Nussbaum (78, 79) und Herzog (39) der retinale Ursprung des Linsenmuskels nachgewiesen worden. Die Muskelfasern inserieren stets in der Gegend des Linsenäquators. Die Art ihrer Befestigung, sowie das Verhalten des Corpus ciliare zu dem, den Linsenmuskel tragenden Fortsatz wurde schon im vorigen Kapitel besprochen. Hier sind nur noch zwei Tatsachen nachzutragen. Wenn sich der Fortsatz des Corpus ciliare der Linse breit anlegt (Mustelus), so sind an seinem Scheitel, wo er die Linse berührt, die beiden Retinablätter zurückgewichen, so daß der bindegewebige Teil des Fortsatzes mit der Linse in direkte Berührung gelangt. Der Fortsatz wechselt ferner in seiner Lage etwas. Er kann wesentlich innerhalb des Corpus ciliare liegen, er kann aber auch auf der Unterseite der Iris pupillarwärts rücken. Bei Acanthias und Chimära liegt er fast am Pupillarrande, bei Spinax ist er bis an denselben gerutscht. Hier fehlt nun eigentlich ein Fortsatz der Iris, die Iris biegt vielmehr am Rande selbst nach dem Glaskörper zu um, und der Linsen-

muskel, hier in sehr schwacher Ausbildung, steht seitlich in Verbindung mit der noch viel schwächeren Irismuskulatur, stellt also nur noch einen Teil der letzteren vor.

Der Linsenmuskel ist verschieden stark, am schwächsten finde ich ihn bei Spinax, stets aber ist er viel schwächer als der Linsenmuskel der Teleostier, den ich beim Hecht untersuchte. Der ganze Apparat, Linsenmuskel und Fortsatz des Corpus ciliare gleicht vielleicht dem Linsenmuskel derjenigen Teleostier, denen der Processus falciformis (die „Leiste") fehlt. Der letztere fehlt auch den Selachiern. Die Gefäße des Linsenmuskels liegen in der Chorioidea und im Corpus ciliare und natürlich auch in der Papille. Diese deshalb als Processus falciformis zu bezeichnen, halte ich nicht für berechtigt; denn sie dient wesentlich zum Stützen des Linsenmuskels, während der echte Processus falciformis, ein großes von der Eintrittsstelle des Nervus opticus bis zu dem Linsenmuskel sich erstreckendes Gebilde, der ausschließlichen Bergung der Gefäße und Nerven für den Linsenmuskel dient, und unter Umständen Träger eines eigenen Gefäßsystems sein kann (Virchow, 100). Auch möchte ich nicht mit Virchow (103) von einem „Stiel" des Linsenmuskels sprechen, da letzterer bei Selachiern hauptsächlich nicht an der Spitze der Papille sitzt, sondern ihr zu beiden Seiten anliegt.

Den Verlauf der Gefäße des Linsenmuskels habe ich geglaubt, nicht weiter verfolgen zu müssen, da Virchow (100) gezeigt hat, wie wenig wesentlich der Gefäßverlauf im Auge für die Morphologie ist, wie häufig hier cänogenetische Vorgänge Platz greifen. Letzterer Umstand läßt es etwas gewagt erscheinen, mit Froriep (31) in dem Vorhandensein einer primären Augenarterie im embryonalen Selachierauge den Rest eines Processus falciformis zu erkennen, und sehr wohl denkbar scheint es mir, daß auch die Vorfahren der Selachier nie einen Processus falciformis besessen haben.

Ueber die Funktion des Linsenmuskels bei Selachiern ist zunächst zu sagen, daß sich experimentell darüber nichts hat feststellen lassen. Beer (6) teilt die negativen Erfolge seiner Versuche, eine Accommodation bei Selachiern nachzuweisen, mit, während er bei Teleostiern sehr deutliche Accomodationsbewegungen der Linse feststellen konnte. Wie mir Herr Professor Beer in dankenswerter Weise brieflich mitteilte, ist es ihm auch bei vielen späteren Versuchen nicht gelungen, die Accommodation bei Selachiern nachzuweisen. Dies stimmt insofern mit den morphologischen Befunden überein, als der Linsenmuskel überall sehr schwach entwickelt gefunden wurde.

Trotzdem kann man sich fragen, welche Bewegungen der Linse möglich wären und vielleicht auch in geringem, nicht nachweisbarem Maße ausgeführt werden.

Eine Accommodation durch Entspannung der Linse ist ausgeschlossen (cf. Kap. „Linse"). Es kann höchstens eine Accommodation durch Ortsveränderung der Linse stattfinden. Die Richtung der Bewegung resultiert zunächst aus der Lage der Muskelfasern zu beiden Seiten der Papille, und daraus ergibt sich, daß die Bewegungsrichtung in die Vertikalebene fällt. Eine Bewegung in schrägseitlicher Richtung, wie sie von Beer bei Teleostiern nachgewiesen wurde, möchte ich bei Selachiern nicht annehmen, da die den Linsenmuskel tragende Papille stets durch die Medianebene des Auges in 2 spiegelbildlich gleiche Hälften geteilt wird. Die vertikale Komponente des Muskelzugs ist nun sicher nach unten gerichtet, die horizontale scheint meist eher nach vorn, gegen die Cornea hin, als nach hinten gerichtet zu sein. Dem Zuge nach unten wirkt das Ligamentum suspensorium entgegen, dem Zuge nach vorn bei den Arten, deren Linse der Cornea anliegt, wie Acanthias Carcharias, Spinax, Chimaera die Cornea. Daß letztere der Linse wesentlich nachgibt, ist als ausgeschlossen zu betrachten. Wenn das Ligamentum suspensorium dem Zuge des Muskels nachgibt, so ist dadurch kaum etwas für die Accommodation gewonnen. Denn es ist natürlich nicht anzunehmen, daß die Linse soweit der Hornhaut entlang gleitet, daß sie, der Krümmung derselben folgend, der Netzhaut wesentlich näher gebracht wird. Es ist also nicht anzunehmen, daß bei den genannten Arten eine erhebliche Accommodation möglich ist.

Bei denjenigen Arten, deren Linse durch die Iris von der Cornea getrennt ist (Mustelus, Scyllium, Lamna, Squatina, Raja, Tropedo) wäre eine Vorwärtsbewegung der Linse durch die horizontale Komponente an sich denkbar. Das bedeutete aber eine aktive Accommodation für die Nähe und ist deshalb unwahrscheinlich, weil durch Beers Arbeiten sonst bei Wassertieren die Myopie und die aktive Accommodation für die Ferne nachgewiesen wurde, die bei ihnen, da sie in einem wenig durchsichtigen Medium leben, a priori wahrscheinlich ist. Der Schluß, zu welchem wir nunmehr kommen, ist daher, daß der Linsenmuskel der Selachier nach Größe und Lage zu zweckmäßigen Accommodationsbewegungen nicht fähig ist und daher nur als rudimentäres Gebilde aufgefaßt werden kann.

Trotzdem können bei den Arten mit enger Pupille Linsen-

bewegungen möglich sein, und zwar durch die Iris bewirkte. Die Lage der Linse zur Zonula und zum Glaskörper macht wahrscheinlich, daß auch bei diesen bei maximal erweiterter Pupille die Linse nach vorn gegen die Cornea rückt, während sie bei Verengerung der Pupille nach hinten gedrückt wird. Eine derartige Linsenbewegung ist aber, wenn sie überhaupt vorkommt, sicher nur von sehr untergeordneter Bedeutung und kann als Accommodation nicht bezeichnet werden. Der Organismus müßte nach Aufgabe des brauchbaren Linsenmuskels vorlieb nehmen mit dem, was ihm bleibt. Er müßte aktiv für die Ferne accommodieren, und er müßte ferner beim Accommodieren für die Nähe die Pupille erweitern, während das Umgekehrte beim Menschen geschieht und daher als das zweckmäßigere anzusehen ist.

Es ist nun interessant, den Accommodationsapparat des Fischauges mit demjenigen des durch Entspannung der Linse accommodierenden Auges der terrestrischen Tiere zu vergleichen und den Versuch zu machen, die vorhandenen Unterschiede aus den Verschiedenheiten der Funktion zu erklären.

a) Bei Tieren, deren Linse der Formveränderung nicht fähig ist (Fische, Amphibien, Schlangen) erfolgt die Accommodation durch Ortsveränderung der Linse.

b) Bei terrestrischen Tieren, für welche eine weniger stark brechende Linse von Wert ist, kann die Linse flacher sein, so daß eine Verdickung, d. h. Zunahme der Wölbung möglich ist, und sie kann weicher sein, da, wie die Fischlinse lehrt, die härtere Linsensubstanz stets die stärker brechende ist. Terrestrische Tiere bedürfen der aktiven Accommodation für die Nähe, die Accommodation findet daher durch die bei ihnen ermöglichte Entspannung der Linse statt.

Um Verzerrungen der Bilder zu verhüten, darf bei diesen Tieren der auf die Linse ausgeübte Zug nicht nur an zwei gegenüberliegenden Stellen wirken, wie beim Linsenmuskel und Linsenaufhängeband der Fische, sondern ein zirkulär angeordneter Muskel ist erforderlich. Gleichzeitig erhält die Zonula Zinnii eine überall gleichartige Ausbildung, ebenso das Ligamentum annulare oder, wie es bei Säugetieren genannt wird, das Ligamentum pectinatum.

Eine präzisere Accommodation scheint beim Sehen in der Luft nützlich geworden zu sein. Deshalb tritt an Stelle der retinalen Muskulatur des Fischauges ausschließlich mesoderma-

tische Muskulatur auf. Die Zonula, die infolge der Spannung der Linse einen stärkeren Zug auszuhalten hat, besteht aus straffen Fasern statt aus einem homogenen Bändchen, aus demselben Grunde tritt an Stelle des schwachen Ligamentum annulare ein starkfaseriges Ligamentum pectinatum auf, und in der Sklera erscheint im Vogel- und Reptilienauge der knöcherne Skleralring.

8. Sclera.

Ueber die Histologie der Selachier-Sclera liegen Untersuchungen von Leydig (57), Langhans (51), und namentlich von Berger (10) vor. Die Beobachtungen dieser Autoren kann ich in vielem bestätigen. Man hat demnach an der ganzen Sclera außer dem Scleraknorpel eine innere und äußere Faserschicht zu unterscheiden, die jedoch beide so dünn sind, daß die Formverhältnisse der Sclera durch den Knorpel allein bedingt werden. Die innere Faserschicht steht, wie schon bei der Besprechung der Chorioidea hervorgehoben, mit der dort als Suprachorioidea bezeichneten Schicht in Verbindung. Die äußere Faserschicht enthält nach Berger von ihm genau beschriebene Pigmentzellen, deren Vorkommen ich jedoch nicht bestätigen kann. Die von Berger beobachteten Gefäßschlingen im Scleraknorpel finde ich nicht, ohne ihre Existenz leugnen zu wollen. Die Einlagerung von Kalk in den Knorpel finde ich bei Mustelus genau so, wie sie Berger bei Torpedo abbildet. Nie aber konnte ich so dicke Kalkplättchen finden, wie sie Berger bei Trygon abbildet; vielleicht lagen mir nicht hinreichend alte Tiere vor. Durchaus beistimmen kann ich Berger in dem häufigen Auftreten von Fasern im Knorpel, welche Faserbündel oder -Netze, die „Septen" Langhans' bilden. Ich finde sogar vielfach am Cornealrande des Skleraknorpels und noch viel deutlicher an den Rändern des dem Skleraknorpel sehr ähnlichen Knorpels der Gelenkplatte Uebergänge von hyalinem Knorpel in faserigen Knorpel oder von diesem in faseriges Bindegewebe, so daß man auf ziemlich ausgedehnte Partien nicht sagen kann, ob man sie dieser oder jener Modifikation des Bindegewebes zurechnen soll. Wenn Berger meint, der hyaline Knorpel wandele sich in faserigen um, so mag dies zum Teil richtig sein. Wie wir aber auf keinen Fall die Umwandlung des Faserknorpels in faseriges Bindegewebe annehmen dürfen, so wird sich vielleicht auch nicht immer der hyaline Knorpel in faserigen umwandeln, sondern die verschiedenen Ge-

websarten und ihre Zwischenstufen dürften bei der Differenzierung der Gewebe primär nebeneinander erscheinen.

Die von früheren Darstellern stets richtig erkannte Lagerung der der Begrenzungsfläche des Knorpels genäherten Knorpelzellen, welche dieser Fläche parallel liegen, wurde nach ihrer Bedeutung bisher nicht richtig gewürdigt. Die Zellen dieser Zone sind Zwischenstadien zwischen den zentralen Knorpelzellen und den umgebenden Bindegewebszellen, sie gehören schon der bekannten Uebergangszone zwischen Knorpel und Perichondrium an, und dieser Uebergang läßt sich genau verfolgen. Diese wiederholt beschriebene Erscheinung ist absolut nichts dem Scleraknorpel Eigentümliches, sondern sie kehrt überall an den Begrenzungsflächen von Knorpeln wieder. Wo der Knorpel nicht durch Flächen, sondern durch Kanten begrenzt wird, da tritt an Stelle dieses ziemlich plötzlichen Ueberganges der eben beschriebene, sehr allmähliche Uebergang in Faserknorpel und Bindegewebe auf. Beide Erscheinungen sind also im Prinzip die gleichen.

Bergers Darstellung der Entstehung von Knorpelhöhlen kann ich bei Rajas asterias bestätigen.

Alle diese histologischen Eigentümlichkeiten mögen für die Beurteilung der mechanischen Bedeutung der Sclera wichtig sein. Auf sie kann man Triepels (99) Wort anwenden: „Da ein Gewebe aus vielen Einzelbestandteilen besteht, so wäre es im höchsten Grade wunderbar, wenn sich die Summe aller Einzelwirkungen durch eine einfache mathematische Formel versinnbildlichen ließe“. Sie wurden daher zur Analyse der Aufgaben der Sclera meist nicht benutzt, da als viel bedeutsamerer Faktor die Dicke des Knorpels erkannt wurde. Daß letztere uns schon viele Fragen beantwortet, soll im folgenden gezeigt werden.

Die Sclera des Wirbeltierauges hat eine zweifache Aufgabe. Einmal schützt sie das Auge vor deformierenden Einflüssen von außen her, und zweitens schließt sie das Innere gegen die Umgebung ab und läßt so, indem sie selbst gespannt wird, den intraokularen Druck zustande kommen. Offenbar wird die Sclera durch die erste Funktion auf Druck, durch die zweite auf Zug beansprucht werden.

A priori muß man es nun durchaus für möglich erklären, daß eine dieser beiden Funktionen der Gestaltung der Sclera den Stempel aufdrückt, und daß sie bei dieser Gestaltung zugleich im stande ist, der zweiten Aufgabe zu genügen.

Dieser Fall liegt nun bei der Sclera vor. Diese Tatsache kann

uns die Sclera des Säugetierauges, da sie aus Bindegewebe besteht, aber mit besonderen physikalischen Eigentümlichkeiten, wie Härte u. s. w. ausgerüstet ist, nicht so deutlich lehren, als die Knorpelsclera der Selachier. Der Knorpel tritt überall als auf Druck beanspruchtes Gewebe auf, und für diesen Zweck ist er im Gegensatz zum Bindegewebe geschaffen, wie ja auch seine Druckfestigkeit nach Fick (28) im Mittel 10mal so groß ist als seine Zugfestigkeit. Die Sclera verdankt also ihre charakteristische Ausbildung dem Umstande, daß sie auf Druck von außen her beansprucht wird, und in dieser Ausbildung ist sie zugleich befähigt, die durch den intraokularen Druck hervorgerufene Zugspannung auszuhalten. Nur bei sehr großen Augen mit sehr dünner Sclera dürfte eine ziemlich dicke äußere Faserschicht der Sclera dazu beitragen, die hinreichende Zugfestigkeit der Sclera zu gewährleisten (Chimaera).

Die mechanischen Faktoren, deren Einwirkung die Druckfestigkeit erforderlich machen, sind die Wirkungen der Augenmuskeln und die Augenbewegungen. Diese genügen, um sehr viele Dickenverschiedenheiten des Knorpels zu erklären, sie sind das allerwesentlichste Moment.

Ganz allgemein läßt sich dies schon daraus erkennen, daß Tiere mit schwachen Augenmuskeln auch eine sehr schwache Sclera haben, was vor allem bei dem sehr großen Auge von Chimaera auffällt, während Tiere mit starken Augenmuskeln, wie Lamna und ganz besonders Selache, auch eine sehr dicke Sclera besitzen. Bei Chimaera, wo ja die Augenmuskeln und die Sclera sehr schwach sind, weist starke individuelle Variation der Knorpeldicke darauf hin, daß der Scleraknorpel überhaupt als in Degeneration befindliches Gebilde aufzufassen ist.

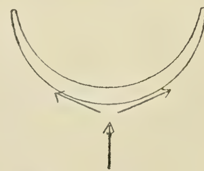


Fig. 28. Schema, soll zeigen, durch welche Verdickung der Sclera der Deformation des Bulbus durch einen senkrecht von außen auf ihn wirkenden Druck vorgebeugt wird.

Im einzelnen lassen sich nun noch verschiedene Eigentümlichkeiten der Sclera durch die Wirkung der Muskeln funktionell erklären. Ein dabei in vielen Fällen gültiges Prinzip ist folgendes (Fig. 28): Wird senkrecht auf einen Punkt der Sclera von außen her ein Druck ausgeübt, so muß die Sclera, um möglichst widerstandsfest gegen diesen Druck zu sein, an dieser Stelle biegungsfest sein. Bruchfestigkeit kommt bei der Elastizität des Knorpels nicht in Frage. Vorläufig sehen wir auch ab von den Reibung

bewirkenden, in Fig. 28 u. 29 als tangentiale Pfeile angedeuteten Kräften, die auftreten, sobald die Sclera nicht nur an jener Stelle gedrückt, sondern auch zugleich gedreht wird. Ist die Sclera biegungsfest, kann also eine Durchbiegung an dieser Stelle nicht eintreten, so wird der Druck auf die peripheren Teile der Sclera fortgepflanzt werden und diese in sich selbst zusammenzudrücken streben. Um dies zu verhindern, muß die Sclera in der jener Stelle umliegenden Zone druckfest gebaut sein. Dann hat der auf die Sclera ausgeübte Druck keine deformierende Wirkung mehr. (Es ist selbstverständlich, daß der Uebergang von der auf Biegung beanspruchten Stelle zu der auf Druck beanspruchten Zone ein allmählicher ist und im allmählichen Abnehmen der biegenden Wirkung unter gleichzeitiger Zunahme der Druckwirkung jener Kraft besteht.) Die größere Festigung der Sclera dokumentiert sich in größerer Dicke; da nun 1) jener Druck an der Stelle, auf die er trifft, mit größerer Kraft wirkt als in den Teilen der umliegenden Zone; und daß 2) zweifellos die Biegungsfestigkeit des Knorpels geringer ist als seine Druckfestigkeit, so müssen wir erwarten, daß die Sclera an der Stelle des senkrecht auf sie wirkenden Druckes dicker ist als in deren Umgebung.

Voraussetzungen und Folgerungen sind tatsächlich erfüllt und zwar in zwei Kategorien von Fällen:

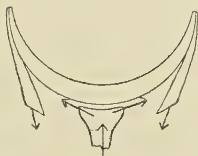
1) (Fig. 29.) Durch den Zug der Augenmuskeln wird die Sclera gegen die häufig vorhandene Bulbusstütze gedrückt. Die dadurch entstehende Komposition gleicht im Prinzip ganz der eben beschriebenen, denn in dem Bulbusstiel wird ein Gegendruck geweckt und dem entspricht eine Scleraverdickung im Augengrunde. Fehlt die Bulbusstütze, so wird der Gegendruck von dem dem Augengrunde anliegenden retrobulbären Gewebe geliefert, er wirkt also auf eine weniger eng umschriebene Stelle. Dem entsprechend ist dann auch die Erscheinung der Scleraverdickung abgeschwächt, ohne unmerklich zu werden. Tatsächlich ist in jedem einzelnen Falle die Dicke des Scleraknorpels im Augengrunde größer als an und vor der Insertion der Augenmuskeln.

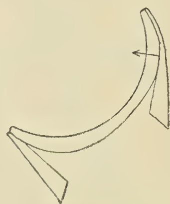
2) (Fig. 30.) Häufig wird, namentlich bei stark aus der Normallage herausgedrehtem Bulbus, ein Augenmuskel nicht geradlinig verlaufen können, sondern sich um den Bulbus herumlegen. Bei seiner Kontraktion fallen Komponenten senkrecht gegen die Sclera in den Innenraum des Bulbus. Um sie aufzuheben, muß an der betreffenden, zwischen Aequator und Augengrund ge-

legenen Stelle eine Dickenzunahme der Sclera erwartet werden. Tatsächlich ist sie in den vielen Fällen nachzuweisen und zwar namentlich an den Augen mit dicker Sclera, deren Muskeln ja am stärksten sind. Sie ist sehr augenfällig bei Carcharias und Lamna, bei denen namentlich im Horizontalschnitte starke Verdickungen des Knorpels zwischen Aequator und Augengrund auftreten. Schwächer ist sie dorsal im Vertikalschnitt, der ja häufig nicht einen Augenmuskel der Länge nach trifft, während der Horizontalschnitt bei richtiger Führung der Recti laterales ihrer ganzen Länge nach trifft. Ventral im Vertikalschnitt werden die Verhältnisse undeutlicher, da hier der Sehnerveneintritt eigene Dickenveränderungen bedingt. Ganz entsprechende Knorpelverdickungen ließen sich durch mikroskopische Messungen bei den Acanthiasarten feststellen.

Fig. 29. Schema, soll zeigen, daß durch den Zug der Augenmuskeln die Sclera gegen die Bulbusstütze und diese gegen die Sclera gedrückt wird, so daß die Sclera einer Verdickung im Augengrunde bedarf.

Fig. 30. Schema, soll zeigen, daß Komponenten des Muskelzugs in das Innere des Bulbus fallen können, so daß die Sclera einer Verdickung zwischen Aequator und Augengrund bedarf.


Fig. 29.


Fig. 30.

Daß die Bedeutung dieser Knorpelverdickungen richtig erschlossen ist, kann ein einfacher Versuch zeigen. Stützt man durch die 5 Finger einer Hand das Auge möglichst gleichmäßig, so kann man leicht durch Zug an einem Muskel Verzerrungen des Augapfels erzielen, nur dann nicht, wenn man in der Richtung des in natürlicher Lage befindlichen Muskels zieht. Am besten eignet sich hierzu das große Auge von Lamna. — Das Fehlen der Knorpelverdickungen wurde durch mikroskopische Messung erwiesen bei Mustelus, Scyllium, Spinax und Chimaera, deren Sclera jedoch auch durchgehends sehr dünn ist, und bei Squatina und Rochen, bei denen die Augenmuskelinsertionen nach dem Augengrunde hin verschoben sind, die Muskeln selbst also nie das Auge tangieren werden.

Zu diesen direkten Einflüssen der Augenmuskeln kommen noch indirekte, durch Augenbewegungen hervorgerufene hinzu.

1) Da der Bulbus nie eine vollkommene Kugel darstellt, so wird er bei allen Bewegungen gewissen geringen Widerständen begegnen, die ihn zu deformieren suchen. Dies gilt auch, wenn der Bulbus die Form eines vollkommenen Rotationskörpers hat, nur fallen in diesem Falle die Widerstände bei Bewegungen um die Rotationsachse fort. Daher muß der ganze Scleraknorpel bei Tieren mit stärkeren Muskeln stärker sein als bei solchen mit schwächeren Muskeln. Ist nun auch im allgemeinen die dünne Sclera imstande, jene Einflüsse von dem Inneren des Auges fernzuhalten, so daß Deformationen nur im retrobulbären Gewebe, nicht im Bulbus auftreten, so vermag sie es am Cornealrande nicht ohne weiteres. Die am Rande gelegenen Teile haben nicht wie die mitten in der Sclera gelegenen Teile allseitig festen Zusammenhang mit dem Knorpel. Der Zusammenhang mit der Cornea kann als Festigung nicht in Betracht kommen, wie im Kapitel „Cornea" gezeigt werden wird. Die Randpartien der Sclera bedürfen daher einer besonderen Biegungsfestigkeit, die durch Dickenzunahme erreicht wird. Tatsächlich ist die Sclera fast stets am Rande keulig verdickt. Am schwächsten ist die Randverdickung meist ventral und zwar deshalb, weil hier der kutane Anteil der Conjunctiva sclerae und der in diese hineinreichende Teil der Tenonschen Kapsel am weitesten über den Knorpelrand übergreift, der Knorpelrand also am tiefsten eingebettet und damit vor Stößen am besten bewahrt ist. Vollkommen fehlt jedoch die Randverdickung im Auge der Rochen, und dies ist sehr verständlich, denn hier ist ja die Einhüllung des Knorpelrandes eine noch viel vollkommenere, da er von dem festgewachsenen Lidrande bedeckt wird.

2) Ist eine Bulbusstütze vorhanden, so wird durch den Druck des Bulbus gegen diese bei Bewegungen eine vergrößerte Reibung hervorgerufen, die eine vergrößerte Reibungsfestigkeit erfordert. Letztere wird wiederum bewirkt durch Dickenzunahme. So finden wir auch stets die Gelenkfläche mehr oder minder verdickt, wobei sie in manchen Fällen (Raja, Torpedo) durch Dickenzunahme knopfartig verdickt erscheint.

An dieser Stelle, die also durch Reibung und zugleich, wie wir oben schon sahen, durch Druck beansprucht wird, finden sich (Raja asterias) Knorpelhöhlen, und zwar der inneren Fläche des Knorpels genähert. In dieser Lage der Knorpelhöhlen ist eine unverkennbare Anpassung an die Aufgabe dieser Stelle der Sclera

zu erkennen. Das Auftreten von Hohlräumen erhöht bekanntlich stets die Biegungsfestigkeit der Organe, in denen sie sich finden, da sie bei gleichem Materialverbrauch weitlumigere, d. h. biegungsfestere Organe gestatten. Die Hohlräume vermindern aber die Reibungsfestigkeit, da diese auf dem Zusammenhalten möglichst vieler molekularer Teilchen beruht, und so liegen auch die Knorpelhöhlen entfernt von der äußeren, an der Gelenkplatte sich reibenden Fläche.

Die besprochenen, die Wirkungen der Augenmuskeln ausgleichenden Dickenverschiedenheiten des Scleraknorpels geben diesem in ihrer Gesamtheit folgende Gestalt (Fig. 31). Die dünnste


Fig. 31.

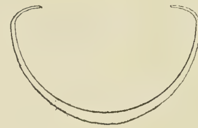

Fig. 32.

Fig. 31. Schema eines Durchschnitts durch die Sclera vieler Haie: äquatoriale Verdünnung, Verdickung am Cornealrande, Verdickung im Augengrunde, stärkere Verdickung zwischen Aequator und Augengrund.

Fig. 32. Schema eines Durchschnitts durch die Sclera vieler Rochen: allmähliche Dickenzunahme vom Cornealrande zum Augengrunde.

Stelle befindet sich an und vor der Insertion der Augenmuskeln, d. h. in der Gegend des Aequators. Von hier ab verdickt er sich nach dem Cornealrande zu, an dem er mit Anschwellung endet. Zwischen Aequator und Augengrund verdickt er sich gleichfalls, im Augengrunde selbst ist er wieder dünner, ohne jedoch das Minimum an Dicke, das er am Aequator besaß, zu erreichen — die Anschwellung am Cornealrande, sowie die Verdickung zwischen Aequator und Augengrund kann unter Umständen fehlen (Fig. 32).

Außer den bisher besprochenen Wirkungen kommen in viel geringerem Maße noch einige andere in Betracht. Bei Torpedo möchte ich die starke Verdickung der winkelförmigen Umbiegungsstelle als Erfordernis infolge des intraokularen Druckes ansehen, welcher aus dem Bulbus eine Kugel zu machen sucht und daher Aussteifungen der vorspringenden Stellen nötig macht. Es ist aber natürlich auch möglich, hier, als an stark vorspringenden Stellen des Bulbus, in den Verdickungen Schutzeinrichtungen gegen von außen kommende Stöße bei den Augenbewegungen zu sehen.

Ferner bewirken die Nerven- und Gefäßdurchtrittsstellen in der Sclera Formeigentümlichkeiten, die mir ihrer Bedeutung nach

nicht völlig klar sind. Erstens ist das Durchtrittsloch im Knorpel oft größer als es nötig wäre, und zwar im allgemeinen um so größer, je dünner die Sclera ist. Bei Chimaera ist es 5 mm hoch, wobei allerdings auch die Größe des Auges mitspricht, bei Spinax ist es 2 mm hoch, bei Acanthias acanthias 3 mm hoch, bei den viel größeren Augen von Carcharias und Lamna aber mißt es in Uebereinstimmung mit verhältnismäßig viel dickerem Scleraknorpel nur 1,5 mm (Carcharias carcharias) bis 2,5 mm (Carcharias glaucus und Lamna). Aehnliches gilt, wie mich viele Beobachtungen lehrten, für die Durchtrittslöcher der Gefäße. Ein Grund hierfür kann nicht angegeben werden, nur das Negative kann gesagt werden, daß die vergrößerten Löcher nicht etwa einer größeren Beweglichkeit des Bulbus zuliebe entstanden seien. Denn man sieht an den Augen mit stärkerer Sclera, stärkeren Muskeln und Bewegungen, daß kleinere Durchtrittslöcher auch ihren Zweck erfüllen. In den größeren Löchern im schwächeren Knorpel kommt aber wenigstens so viel sicher zum Ausdruck, daß diese Augen des Knorpels in der Sclera schon viel eher entbehren können, als Augen mit starkem Scleraknorpel. — Zweitens tritt der Scleraknorpel häufig von einer Seite mit Verdickung, von der anderen fast ohne solche, oder gar mit Verdünnung an das Durchtrittsloch heran, Eigentümlichkeiten, die höchst wahrscheinlich mit den schiefen Durchbohrungen zusammenhängen und übrigens auch häufig fehlen.

Eine besondere Besprechung verlangt die Sclera von Laemargus carcharias. Bei diesem ist die Suprachorioidea außerordentlich dick, und in sie hinein ragen Knorpelplatten, die mit dem Scleraknorpel in Verbindung stehen und das Bindegewebe der Suprachorioidea fast ganz verdrängen. Dadurch erlangt diese Suprachorioidea die Fähigkeit, den Scleraknorpel zum Teil zu ersetzen, so daß dieser im Verhältnis zur Größe des Auges und zur Stärke der Muskeln unverhältnismäßig dünn sein kann. Die Festigkeit dieser, aus Sclera und verknorpelter Suprachorioidea bestehenden Augenhülle ist so groß, daß das Auftreten von Buckeln auf der Außenseite möglich wird, ohne daß die Gefahr der Eindrückung derselben bei den Augenbewegungen eintritt. Solche Buckel treten nun an den Muskelinsertionen auf, indem der Scleraknorpel sich nach außen vorwölbt und die Suprachorioidea sich entsprechend verdickt. Dadurch wird bewirkt, daß die Muskeln an längeren Hebelarmen angreifen, so daß sie mit größerer Kraft wirken

können. Charakteristisch ist es, daß der Knorpel der Suprachorioidea in der Gegend dieser Buckel als Faserknorpel ausgebildet ist und die Fasern gerade gegen den Angriffspunkt des Muskels gerichtet sind. Dadurch wird eine größere Zugfestigkeit garantiert gegenüber dem Zuge der Augenmuskeln, der namentlich bei jedem Muskel dann auf den Bulbus eine deformierende Wirkung ausüben könnte, wenn der betreffende Muskel das Auge schon aus seiner Normallage herausgedreht hat.

Das ganze Auge von Laemargus erinnert vermöge der großen Festigkeit und Dicke der Suprachorioidea auffallend an die Augen von Walen, eine vielleicht nur äußerliche Aehnlichkeit, die im auffälligen Gegensatz zu den Augen der gleich Laemargus in großen Tiefen lebenden Arten Chimaera und Spinax mit sehr dünner Chorioidea und Sclera steht.

Sehr dick ist der Scleraknorpel bei Selache maxima, so daß auch dieses Auge, gleich dem von Laemargus, an Walaugen erinnert. Bei Selache treten gleichfalls die Buckeln auf der Außenseite der Sclera auf, über die hier dasselbe zu sagen ist wie bei Laemargus, nur daß sie bei Selache völlig vom hyalinen Scleraknorpel gebildet werden. Es ist interessant zu sehen, wie weit im einzelnen Konvergenzerscheinungen bei so verschieden gebauten Augen wie denen von Laemargus und Selache auftreten.

Anhangsweise soll jetzt ein Blick auf die Sclera in der Wirbeltierreihe geworfen werden.

Die Verschiedenheiten des beim Aufbau der Sclera in den verschiedenen Wirbeltierklassen verwandten Gewebsmaterials können nicht anders als durch die Annahme verschiedener Veranlagungen erklärt werden. Manche Einzelheiten aber können wir auf funktionelle Uebereinstimmungen mit den Selachiern bezw. Abweichungen gegenüber denselben zurückführen.

Bei Teleostiern findet sich je eine Knochenplatte im temporalen und nasalen Viertel der Sclera, also gerade dort, wo auch die stärksten Muskeln, die Recti laterales wirken, und wo bei Selachiern eine Scleraverdickung häufig ist. Dadurch ist die Lokalisation der Knochenplatten funktionell erklärt.

Den bekannten bei Acipenser auftretenden dorsalen und ventralen Conjunctivalknochen (H. Müller, 71) möchte ich in Beziehung zu den an entsprechender Stelle innen liegenden Teilen des Accommodationsapparates, dem Linsenmuskel und

dem Ligamentum suspensorium lentis bringen. Ist es auch auffallend, daß dieselben Knochen den übrigen Fischen mit gleichartigem Accommodationsapparat fehlen, so gewinnt diese Hypothese doch sehr viel dadurch für sich, daß die Weiterbildung dieser Knochen, die bei Stegocephalen und Sauropsiden als Scleralring erscheint, mit Sicherheit in Beziehung zum ringförmig angeordneten Accommodationsapparat dieser Tiere gebracht werden kann, natürlich nur, soweit rezente Tiere in Betracht kommen, deren Accommodationsapparat wir kennen. GEGENBAUR weist schon darauf hin, daß durch den Scleralring der Ciliarmuskel indirekt für seine Befestigung eine Stütze empfängt. Der Scleralring fehlt den rezenten Amphibien, den Plesiosauriern, Schlangen und Krokodilen. Unter diesen kennen wir den Accommodationsmodus der Plesiosaurier natürlich nicht, bei den meisten Schlangen aber fehlt der Ciliarmuskel, und bei Krokodilen geschieht die Accommodation zwar durch Entspannung der Linse, aber mit sehr geringer Accommodationsbreite, und der Ciliarmuskel ist sehr schwach (BEER, 8). Bei Amphibien fehlt die Accommodation entweder völlig, oder sie wird durch einen Ciliarmuskel ausgeführt, der jedoch auch nicht durch Entspannung der Linse wirkt und sehr schwach ist (BEER, 9). So können wir das Fehlen des Scleralringes bei allen in Betracht kommenden Gruppen funktionell erklären und GEGENBAURS Wort (23, p. 927) „damit finden wir die so eigentümliche äußere Gestaltung des Bulbus der Vögel von inneren Einrichtungen beherrscht“ gilt auch für Amphibien und Reptilien.

„Die fibröse Sclera der Säugetiere kompensiert durch Festigkeit ihres Gefüges, hin und wieder auch durch Dicke, den Verlust des Knorpels“ (GEGENBAUR, 32, p. 925).

Die Sclera des Menschen besitzt nach SCHWALBE (92) eine Verdickung im Augengrunde, eine weitere nach dem Cornealrande zu, welche letztere durch die dortselbst erfolgende Insertion der Augenmuskeln bedingt sein soll, zwischen beiden Verdickungen resultiert eine äquatoriale Verdünnung. Mir scheint, als ließen sich die bei der Knorpelsclera geltenden formgestaltenden Prinzipien auf die fibröse Sclera des Menschen nicht uneingeschränkt anwenden.

Die Dickenverhältnisse der Sclera der Wassersäugetiere hat PÜTTER (82) untersucht. Es finden sich viele Uebereinstimmungen zwischen Wassersäugetieren und Selachiern im Bau der Sclera. Wie ich bei Selachiern, so findet PÜTTER bei Pinnipediern

eine äquatoriale Verdünnung der Sclera, bei Mysticeten und Denticeten entweder Verdickung am Cornealrande oder das Fehlen dieser und dafür Dickenzunahme vom Cornealrande nach dem Aequator zu, und bei allen eine Dickenzunahme im Augengrunde. Die äquatoriale Verdünnung soll nach PÜTTERS allerdings nur mit großer Reserve gewagter Hypothese die Uebertragung von Zerrungen, die der vordere Abschnitt erleidet, auf den hinteren verhindern. Die Verdickung am Cornealrande bezw. im Aequator betrachtet PÜTTER als Widerlager für das von der Cornea gebildete Gewölbe, das den hydrostatischen Druck des umgebenden Mediums auszuhalten hat. In diesen Punkten weiche ich also von PÜTTER ab, während ich in der Verdickung der Sclera im Augengrunde gleich ihm ein Mittel zur Erreichung größerer Formbeständigkeit gegenüber dem Zuge der Augenmuskeln sehe. Wenn bei Selachiern im Gegensatze zu Wassersäugetieren die Cornea nicht wesentlich auf Gewölbedruck beansprucht wird, so ließe sich PÜTTERS Erklärung der Rand- oder Aequatorverdickung neben der meinigen sehr wohl rechtfertigen, welche ihrerseits die Randverdickung auf das Erfordernis der Formbeständigkeit, ihr Fehlen und die häufige Dickenabnahme am Rande, die einer Dickenzunahme nach dem Aequator hin gleichkommt, auf die in den betreffenden Fällen eintretende Unnötigkeit der Randverdickung zurückführt.

Bei Bartenwalen findet PÜTTER einen die Vagina nervi optici umscheidenden dicken Fortsatz der Sclera, der sich wahrscheinlich mit dem Schädel verbindet und nach PÜTTER einmal den Bulbus vor dem Hineingedrücktwerden in das retrobulbäre Gewebe bei erhöhtem Druck schützt, außerdem aber Bewegungen des Bulbus unmöglich zu machen scheint und daher einen vollständigen Umsatz der großen Mengen aufgewendeter Muskelenergie in Wärme gestattet und so die bei wasserlebigen Warmblütern erforderliche Warmhaltung des Auges ermöglicht. Bei Fischen ist ersteres, wie im Kapitel „Cornea“ gezeigt werden wird, vielleicht, letzteres aber natürlich sicher nicht erforderlich, und die fragliche Einrichtung fehlt daher.

ISCHREYDT (43, 44) untersucht experimentell die Elastizitätsverhältnisse der Sclera des Rindes, Schweines und Menschen und vermutet in dem hinteren Scleralabschnitt vermöge seiner verhältnismäßig großen Elastizität einen Regulator des Binnendruckes, der bis zu einem gewissen Grade Papille und Makula dem Anprall des Innendruckes entrückt. Bei Fischen scheint die fragliche Ein-

richtung zu fehlen, da die Sclera sich bei gleicher histologischer Beschaffenheit nach hinten zu verdickt. Die Zweckmäßigkeit eines derartig wirkenden Regulators geht aber aus seinem Vorhandensein beim Menschen mit Wahrscheinlichkeit hervor. Die Druckschwankungen, vor welchen die Retina dadurch geschützt wird, werden wahrscheinlich die von außen her durch mechanischen Stoß verursachten sein, denen doch jedes Auge manchmal ausgesetzt ist. Das physiologische Aequivalent für die Scleraelastizität dürfte im Selachierauge in der großen Zahl dünnwandiger Venen, die bei der Chorioidea näher besprochen wurden, liegen.

9. Bulbusstütze.

Ein nur bei Selachiern und zwar bei einigen Haien und den Rochen vorhandenes Gebilde stellt die knorpelige Bulbustütze dar, ein vom Cranium ausgehender Knorpelfortsatz, der entweder bis an den Bulbus selbst heranreicht oder in seiner Nähe endigt.

Wo sie vorhanden ist, endigt sie am Bulbus in eine Platte mit Gelenkfläche, der am Bulbus eine zentral gelegene Fläche entspricht. Stets liefert der Bulbus den Gelenkkopf, die Gelenkplatte die Pfanne. Zwischen beiden Gelenkflächen findet sich ein vollkommener, ringsum abgeschlossener Spaltraum. Ficks Gesetz (28), wonach dasjenige Gelenkende, bei dem die Muskeln näher am Gelenk ansetzen, zur Pfanne, das, an dem sie entfernt ansetzen, zum Kopf wird, trifft hier nicht zu.

Die Bulbusstütze ist bei allen den Augen vorhanden, deren Chorioidea eine im Augengrunde dicke Suprachorioidea besitzt, bei Acanthias, Laemargus, Squatina, Raja und Torpedo. Wie bei der Suprachorioidea, so schließen wir daher auch bei der Bulbusstütze, daß ihr Vorhandensein mit der dorsiventralen Abplattung der betreffenden Selachier und mit dem seitlichen Auseinanderrücken aller Organe zusammenhängt. Erfolgt dieses, so entfernt sich auch der Augapfel von der Schädelkapsel. Um ihn gegenüber dem Zuge der Augenmuskeln in seiner Lage zu fixieren, reicht ein zwischen Bulbus und Cranium in dicker Lage befindliches retrobulbäres Bindegewebe nicht aus, leicht würde das Auge darin wie in einem großen weichen Kissen versinken. Dies zu verhüten ist Aufgabe des Stützknorpels. Außerdem mag er in derselben Weise wirken, wenn der Fisch größere Tiefen aufsucht und dadurch der hydrostatische Druck des Meerwassers größer wird, eine Vermutung, die gelegentlich schon Pütter (82) bezüglich Laemargus ausgesprochen hat.

Häufig ist die Knorpelstange ganz (Acanthias, Raja) oder zum Teil (Laemargus) dorsiventral abgeplattet, wobei nicht sicher ist, ob dadurch eine größere Festigkeit gegen Biegungen in der Horizontalebene erreicht werden soll. Bei Acanthias wäre dies möglich, da das Auge von Acanthias seine hauptsächlichsten Bewegungen in dieser Ebene ausführen dürfte (cf. Kapitel „Augenmuskeln"). Bei Laemargus aber liegt dieser Grund anscheinend nicht vor und bei Raja trifft er keinesfalls zu, da hier die Hauptbewegungen des Auges senkrecht zur Abplattungsebene des Bulbusstiels ausgeführt werden.

Daß der Bulbusstiel an seiner Berührungsstelle mit dem Bulbus überhaupt zu einer Platte erweitert sein muß, ergibt sich leicht aus mechanischen Gründen. Ein Stiel ohne Platte würde seinen Zweck verfehlen, sobald bei Augenbewegungen die Richtung der den Bulbus kranialwärts ziehenden Kraft nicht völlig in die Richtung des Knorpelstiels fallen würde. Natürlich muß die Gelenkplatte denselben Grad von Festigkeit haben wie die gegen sie gepreßten Teile der Sclera, und daß dies Erfordernis erfüllt ist, ergibt sich aus der ungefähr gleichen Dicke beider.

Bei Mustelus, Scyllium, Spinax und Chimaera findet sich keine Bulbusstütze, in Uebereinstimmung mit dem Fehlen der Suprachorioidea.

Bei 4 Augen, in denen die Suprachorioidea gleichfalls fehlt, finde ich eine rudimentäre Bulbusstütze: Bei Lamna ist noch eine Platte der Bulbusstütze ausgebildet, sie liegt aber in der dicken Schicht des Bindegewebes, das der Sclera kranial außen anliegt. In diesem liegt auch entfernt vom Scleraknorpel der als Gelenkhöhle funktionierende Spaltraum. Ein kurzes, straffes Band verbindet die Mitte der beiden gegenüberliegenden Flächen des Spaltraumes. Da es viel straffer ist als das peripher an die Platte ansetzende Bindegewebe, so läßt es Verschiebungen wie in einem Gelenk nicht zu. Die gleitenden Bulbusbewegungen müssen daher durch die Weichheit des retrobulbären Gewebes ermöglicht werden, die eigentümliche Verbindung mit der Knorpelstange ermöglicht aber weitgehende Rotationsbewegungen, so lange, bis die peripher an die Knorpelplatte ansetzenden Fasern gespannt werden und eine weitere Bewegung hemmen. Hierin dürfte die Aufgabe des Knorpelstiels bei Lamna liegen. Das Verhalten des Knorpelstiels zum Cranium konnte nicht ermittelt werden.

Weiter ist die Reduktion der Bulbusstütze bei den Laemargusarten gegangen. Die knorpelige Verbindung zwischen

Bulbusstiel und Cranium fehlt und ist durch eine fibröse ersetzt. Am Bulbus endigt die Knorpelstange nicht mehr in eine Gelenkplatte, sondern in einen Knopf, der in einem Falle (Carcharias carcharias) mit der Sclera durch starke lockere Fasern verbunden ist, im anderen (Carcharias glaucus) nur noch mit der Tenonschen Kapsel in Verbindung tritt. In beiden Fällen ist er offenbar funktionslos geworden.

Bei Selache endlich endigt die Bulbusstütze ohne Verdickung weit entfernt von der Sclera, mit der sie durch ein ausgedehntes Tangentialfasergewebe verbunden ist. Offenbar ist sie auch hier funktionslos. Ueber ihre Beziehung zum Cranium weiß ich nichts.

Die mitgeteilten Tatsachen führen zu einem Rückschluß auf die morphologische Bedeutung der Bulbusstütze. Ueber diese Frage hat sich schon Gegenbaur geäußert. Er sieht in dem Vorhandensein der Bulbusstütze einen Beweis für einen ehemaligen Zusammenhang zwischen Sclera-knorpel und Cranium, augenscheinlich in Konsequenz seiner Lehre, daß das ganze Knorpelskelett der Wirbeltiere vom Achsenskelett abstammt. Demnach wäre das Vorhandensein einer derartigen Knorpelstange ein primäres Verhalten, ihr Fehlen als sekundär anzusehen. Für die Hypothese Gegenbaurs spricht das Vorkommen eines Haltebandes oder Tenaculum, das an ähnlicher Stelle bei Ganoiden verlaufen soll (Sagemehl, 88). Von diesem Tenaculum finde ich allerdings bei denjenigen Selachiern, denen die Bulbustütze fehlt, keine Spur, abgesehen von den fibrösen Verbindungen zwischen Knorpelstiel und Cranium bei Carcharias bezw. zwischen Knorpelstiel und Sclera bei Selache.

Wir können aus der Tatsache, daß die Bulbusstütze nur dort vorhanden ist, wo zwischen Cranium und Bulbus ein großer Zwischenraum besteht, daß sie aber im anderen Falle fehlt, nur zu demselben Schlusse kommen wie Gegenbaur. Es ist unmöglich, daß nach einer gewissen dorsiventralen Abplattung die vorher nicht vorhandene Bulbusstütze entstehe. Denn wir sind oft genug durch Gegenbaur gelehrt worden, daß Organe nicht ihrem Zweck zuliebe plötzlich entstehen und ihr Vorhandensein durch ihren bloßen Zweck nicht genügend erklärt werden könne. Wir müssen daher einen kleinen Anfang der Bulbusstütze postulieren und, wenn wir ihn nicht auffinden, wo er zu erwarten wäre, sein Fehlen als ein sekundäres bezeichnen.

Da die Knorpelstütze also ein primäres Gebilde ist, so resultiert die merkwürdige Tatsache, daß das primäre Verhalten gerade

bei denjenigen Selachiern bestehen bleibt, die die sekundäre dorsiventrale Abplattung durchmachen.

10. Cornea.

Die Gestalt der Cornea ist, von vorn gesehen, meist die einer horizontal liegenden Ellipse. Ihre Höhe ist beträchtlich genug, um die schon von Beer (6) bekämpfte, aber immer noch übliche Bezeichnung „flach" zu verbieten, sie ist vielmehr meist mäßig gewölbt. Ihre Größe im Verhältnis zur Bulbusgröße variiert wenig, wie die folgende Tabelle zeigt. Es wurde die Länge der Cornea mit der Länge des Bulbus verglichen.

	Name	Länge der Cornea	Länge des Bulbus	Verhältnis der Cornealänge zur Bulbuslänge
1	Carcharias glaucus	17	35	1 : 2,6
2	Torpedo	3,0	6,0	1 : 2,0
3	Carcharias carcharias	14	27	1 : 1,9
4	Raja batis	13,5	7,0	1 : 1,9
5	Squatina squatina	7,5	4,5	1 : 1,9
6	Centrina centrina	23,5	17	1 : 1,4
7	Acanthias blainvilli	17	12,5	1 : 1,4
8	Acanthias acanthias	25,5	19	1 : 1,3
9	Scyllium canicula	16	12	1 : 1,3
10	Spinax niger	17,5	13,5	1 : 1,3
11	Mustelus laevis	15	13	1 : 1,2
12	Mustelus mustelus	15	13	1 : 1,2
13	Galeus galeus	17,5	15	1 : 1,2
14	Raja asterias	24,5	20	1 : 1,2
15	Chimaera monstrosa	35	27,5	1 : 1,2

Man ersieht aus der Tabelle, daß nur unter den Taghaien (Carcharis) und unter den aufwärts blickenden Plattfischen (Raja batis, Torpedo, Squatina) einige eine auffallend kleine Cornea besitzen, was zweifellos mit dem geringen Lichtbedürfnis dieser Tiere zusammenhängt. Im übrigen ist die Cornea im Verhältnis zum Bulbus überall von ziemlich gleicher Ausdehnung, es scheint bei dem Werte 1 : 1,2 das mögliche Maximum der relativen Corneagröße erreicht zu sein, welches schon vielen Taghaien zukommt, aber auch von den Tiefenhaien nicht überschritten wird.

Bei Selache mißt die Cornea 29 mm, der Bulbus 63 mm Länge, woraus sich das Verhältnis 1 : 2,2 ergibt. Dieser Wert für einen Nachthai, der zwischen dem Werte von Carcharias

glaucus und Torpedo steht, scheint die Reihe zu stören. Dies liegt aber offenbar nur daran, daß die erhebliche Dicke der Sclera bei Selache den Bulbus zugleich verlängert.

Nicht berücksichtigt sind ferner in der Tabelle die Arten von Lamna und Laemargus, bei denen die Cornea höher als breit ist und offenbar andere mir unbekannte Prinzipien für die Gestaltung maßgebend gewesen sind.

Die Abgrenzung der Cornea gegen die Sclera ist bei Selachiern einer gewissen Willkür unterworfen, sofern nach außen an den durchsichtigen Teil der Cornea ein entweder ringförmiger oder nur dorsal und ventral vorhandener, undurchsichtiger Teil stößt, der seiner Undurchsichtigkeit wegen auch zur Sclera gerechnet werden könnte, meist aber, wohl wegen des fehlenden Knorpels, zur Cornea gerechnet wird. Dies soll auch im folgenden geschehen. Dadurch wird die Cornea und ebenso die Sclera scharf umgrenzt, da der Scleraknorpel meist plötzlich mit einer kolbigen Verdickung endet. Nur wenn er, was selten vorkommt, nicht verdickt endet, sondern sich allmählich verdünnt und dann womöglich zugespitzt in dem Fasergewebe endet, das schon der Cornea angehört (Torpedo), dann ist die Scheidung zwischen Cornea und Sclera fast eine künstliche. Sie besteht dann im allmählichen Schwinden des Knorpels und in der gleichzeitigen allmählichen Zunahme des Bindegewebes.

Wir müssen nun in jedem Falle scharf unterscheiden zwischen dem durchsichtigen lamellösen und dem undurchsichtigen fibrösen Teil der Cornea.

Der lamellöse Teil ist charakterisiert durch den bekannten Aufbau aus wenigen, dicken Bindegewebslamellen, zwischen denen durch einzelne von einer Lamelle zur anderen ziehende Fasern häufig ein Faseraustausch stattfindet. Mit Lauber (53) stimme ich darin völlig überein, daß der Faserverlauf innerhalb der Lamellen kein überall gleichartiger ist, sondern daß stets zirkulär und radiär gefaserte Lamellen miteinander abwechseln. Zwischen den Lamellen liegen Zellen und zwar, wie es meist scheint, in schmalen Hohlräumen. Es muß aber dahingestellt bleiben, ob hier sogenannte Saftkanälchen vorliegen oder nicht, da die Hornhaut häufig stark lamellös zerklüftet ist und man nicht wissen kann, ob nicht auch die kleinsten derartigen Spalten auf solche Kunstprodukte zurückzuführen sind. Neuerdings wird ja der Besitz von derartigen Ernährungswegen mit großer Entschiedenheit der Hornhaut überhaupt abgesprochen.

Die vorderste Lamelle ist stets von besonderer Dicke, sie kann also mit der vorderen Basalmembran verglichen werden.

Eine descemetische Membran fehlt.

Der Nachweis des Corneaendothels ist sicher bei Selachiern sehr schwierig. Berger (10) will zwar die descemetische Membran sowie das Endothel bei allen von ihm untersuchten Fischaugen gefunden haben, wozu auch Selachieraugen gehören würden. Aber Lauber (53) gibt zuverlässiger an, die Membrana descemeti bei Selachiern nicht und das Endothel nur undeutlich gesehen zu haben. Ich glaubte lange Zeit auch das Endothel völlig leugnen zu müssen, fand aber mitunter Reste eines sehr dünnen, hinfälligen Häutchens, worin vielleicht das von Lauber genannte, undeutlich erkennbare Endothel wiederzuerkennen ist. Ich konnte jedoch seine zellige, endotheliale Beschaffenheit nicht nachweisen[1].

Der fibröse Teil der Cornea schließt sich peripher an den lamellösen an und besteht aus starken, häufig wellig verlaufenden Bindegewebsfasern, die vorwiegend meridional angeordnet sind und in die Cornealamellen einerseits, in die Sclera andererseits übergehen. Die meisten legen sich der Innen- oder Außenseite des Scleraknorpels an und gehen in das Perichondrium über, einige lassen sich auch in den Scleraknorpel hinein verfolgen. In dem fibrösen Teil der Cornea finden sich außer meridionellen Fasern, die bei weitem überwiegen, fast stets auch zirkuläre, die sich mitunter zu Ringfaserbündeln zusammenschließen. Der fibröse Teil ist vor allem dorsal und ventral entwickelt, nasal und temporal kann er fehlen, so daß die Cornealamellen bis an den Scleraknorpel heranreichen. Stets hat er viel geringere Selbständigkeit als der lamellöse Teil, da er außen nicht wie jener nur von dem leicht ablösbaren Epithel der Conjunctiva, sondern von dem festanliegenden kutanen Anteil der Conjunctiva bedeckt ist und innen mit der Iris zusammenhängt. Dieser Zusammenhang ist viel fester als der zwischen Chorioidea und Sclera, und er stellt das häufig dem Ligamentum pectinatum der Säugetiere homologisierte Ligamentum annulare der Selachier dar, welches jedoch, im Gegensatz zu dem ganz anders gebildeten Ligamentum annulare der Teleostier, gar keine geweblichen Be-

1) Anmerkung bei der Korrektur. Ebenso wenig gelang der inzwischen versuchte Nachweis des Endothels mit Silbernitrat am lebenden Gewebe.

sonderheiten der Cornea oder Iris zeigt und den Namen „annulare“ nur in dem Falle verdiente, daß es wirklich einen Ring darstellt und nicht nur dorsal und ventral vorhanden ist. Aus der Iris stammen wohl auch die in dem fibrösen Teil der Cornea enthaltenen Pigmentzellen. Ein echtes Ligamentum annulare, wie es Berger (10) bei Myliobates zeichnet, finde ich bei keinem Selachier. — Gefäße fehlen der ganzen Cornea gänzlich, über das Vorhandensein von feinsten Nerven in der Selachiercornea sind wir durch Shearer unterrichtet.

Die Dicke der Cornea ist stets sehr gering und am geringsten im Scheitel, am Rande ist sie dorsal und ventral entweder ebenso dick als im Scheitel oder noch dicker. Die stärksten Verdickungen pflegen sich nasal und temporal am Rande zu finden.

Ich gehe nunmehr zur Besprechung der Cornea in funktioneller Hinsicht über.

Die geringe Größe der Cornea bei Taghaien und Plattfischen hängt offenbar mit dem geringen Lichtbedürfnis dieser hauptsächlich aufwärts blickenden Tiere zusammen.

Die Wölbung der Cornea ermöglicht es, daß die Linse weit aus der Iris heraustritt und die Hornhaut berührt. Dies ist bei Acanthias, Chimaera und Spinax direkt zu konstatieren, bei den übrigen Arten ist anzunehmen, daß bei maximal erweiterter Pupille die Linse dieselbe, für das Fischauge normale Lage einnimmt. Diese Lage der Linse begünstigt das Sehen bei schwachen Beleuchtungen (cf. „Linse“) und bewirkt ein größeres Gesichtsfeld.

Die Elliptizität der Cornea bewirkt, daß das Gesichtsfeld hauptsächlich in horizontaler Richtung, also in der hauptsächlichsten Bewegungsrichtung, ausgedehnt ist, eine Tatsache, die mit der im Kapitel „Retina“ besprochenen entsprechenden Ausdehnung des am schärfsten sehenden Netzhautteiles im Einklang steht. Weshalb in wenigen Fällen die Cornea kreisrund ist (Carcharias, Squatina, Torpedo) oder gar eine senkrecht stehende Ellipse darstellt (Lamna), weiß ich nicht zu sagen.

In physikalisch-optischer Hinsicht ist die Cornea der Wassertiere nur als durchsichtiges Medium wichtig, als brechendes kommt sie bekanntlich bei Wassertieren kaum in Betracht.

Im folgenden soll die mechanische Bedeutung der Cornea untersucht werden.

Pütter (82) gab als erster den Anstoß zu einer Analyse der mechanischen Bedeutung der Cornea, indem er die Hypothese aufstellte, daß die Cornea der Wassersäugetiere nach ähnlichen Prin-

zipien gebaut sei, wie die Gewölbe der Bautechnik, dazu bestimmt, das Auge vor hohem von außen wirkendem Drucke zu schützen.

Was von PÜTTER für Wassersäugetiere wahrscheinlich gemacht wurde, darf für Fische absolut nicht postuliert werden. Denn erstens sind die Fische nicht an die Meeresoberfläche gebunden, wie die luftatmenden Säugetiere, man wird also bei ihnen nicht nur nach Anpassungen an vorübergehende Erhöhung des äußeren Druckes suchen dürfen, sondern mit demselben Rechte auch nach Anpassungen an Druckverminderung. Zweitens aber darf man nicht fordern, daß die Anpassungen, deren das Auge bedarf, gerade an der Cornea zum Ausdruck gelangen. Daß die Cornea keineswegs bei allen Wassertieren als Organ zum Schutz vor hohem äußeren Druck wirken muß, kann uns das Auge der Kephalopoden lehren, in welchem nach BEER (7) die Vorderkammer mit dem Meerwasser in offener Kommunikation steht. Die sehr geringe Dicke der Selachiercornea spricht auch von vornherein gegen diese Annahme.

Ganz entsprechend wie bei der Sclera, ist es auch bei der Cornea klar, daß sie durch Druck von außen her auf Druckfestigkeit, durch Druck von innen aber, oder, was dem gleichkommt, durch verminderten äußeren Druck auf Zugfestigkeit beansprucht wird.

Ob dieses, ob jenes oder ob beides eintreten kann, glaube ich am sichersten auf Grund des vom Organismus verwendeten Baumaterials entscheiden zu können.

Zwar der lamellöse Teil der Cornea gibt uns nicht die entscheidende Lösung unserer Frage. Einerseits können Lamellen zweifellos in der Richtung der Faserung stark auf Zug beansprucht werden, denn dies gilt von jedem faserigen Bindegewebe, andererseits aber kommt in den Lamellen auch eine ziemlich große Druckfestigkeit zum Ausdruck, es könnte scheinen, als sei ängstlich jede weichere Zwischenmasse zwischen den Lamellen nach Möglichkeit vermieden, und dies stünde im Einklang mit der Erfahrung, daß, wenn man Holz in der Längsrichtung der Faser preßt, ein Ausknicken der härteren Fasern in die weichere Zwischensubstanz erfolgt (FÖPPL, 29). Möglich ist es aber auch, daß entweder diese oder jene Eigentümlichkeit der Cornea gar nicht als Produkt mechanischer Anpassung entstanden ist, sondern nur notwendig ist, um dem optischen Erfordernis der Durchsichtigkeit zu genügen.

Sicheren Aufschluß gibt nur der fibröse Teil der Cornea. Er

besteht aus Bindegewebsfasern, die häufig wellig verlaufen und in keinem Falle befähigt sind, irgend einen erheblichen Druck in der Faserrichtung auszuhalten. Sie lehren uns mithin, daß die Cornea nicht — oder nur minimal — auf Druck von außen her beansprucht werden kann.

Ich glaube tatsächlich einen derartigen Schluß am sichersten nur aus dem vom Organismus verwendeten Material ziehen zu dürfen. Der Gewölbebau der Cornea gibt, wie mir scheint, nicht den gewünschten Aufschluß. Als Gewölbe würde die Cornea unter die Kategorie der Kuppelgewölbe zu rechnen sein. Für diese gibt es in der technischen Mechanik noch keine Theorie (Föppl, 29). Man baut sie, entsprechend dem bei Tonnengewölben als erforderlich Erkannten, gleich diesen so, daß das Gewölbe am Scheitel dünner als an den Schenkeln ist. Dies hat gewiß seinen guten Grund, so lange der auf die Cornea wirkende Druck nur in der Richtung der Achse wirken würde. Wird dagegen das Gewölbe auf hydrostatischen Druck beansprucht, so wirkt der Druck stets senkrecht zur Gewölbefläche. Die Komponenten dieses Druckes vergrößern den in der Richtung des Gewölbes wirkenden Druck am Scheitel und vermindern ihn an den Schenkeln, so daß eine Verdünnung des Gewölbescheitels weniger oder gar keinen Zweck hat. Tatsächlich trifft auch die sehr für die Gültigkeit der Hypothese Pütters bei Fischen sprechende, von ihm auch herangezogene Behauptung Bergers (10), daß die Cornea der Fische am Scheitel auf $^1/_4$—$^1/_5$ verdünnt sei, in dieser Allgemeinheit jedenfalls nicht zu. Ich kann sie in vielen Fällen bestätigen, in vielen aber bezüglich des vertikalen Meridians nicht. Sehr häufig findet man am Cornealrande zirkuläre Fasern, die entweder in dem fibrösen Teil der Cornea die übrigen Fasern durchflechten oder aber zu einem Ringfaserbündel, das der Cornea am Rande anliegt, vereinigt sind. Sicher fällt diesen Fasern eine in mechanischer Hinsicht wichtige Funktion zu; welche, ist mir unmöglich zu entscheiden. Es wäre einerseits denkbar, in ihrem Vorhandensein einen Schutz gegen von außen wirkenden Wasserdruck zu sehen; denn in einem Kuppelgewölbe treten außer den bei Tonnengewölben bekannten Spannungen auch Tangentialspannungen auf, und zwar am Scheitel Druck-, am Schenkel Zugspannungen (Föppl, 29). Diesen letzteren Zug- und Druckspannungen scheint auch schon durch die zirkulär gefaserten, mit radiär gefaserten regelmäßig abwechselnden Lamellen begegnet zu werden. Wir können aber auch in dem Auftreten der Ring-

faserbündel eine Anpassung an erhöhten intraokularen Druck des umgebenden Mediums sehen. In diesem Falle würden die zirkulären Fasern dem Bestreben des intraokularen Druckes, aus dem Bulbus eine Kugel zu machen, Einhalt gebieten. Denn sie umgürten gerade diejenigen Stellen, an welchen sich eine rinnenförmige Vorbuchtung der Bulbuswand gegen den Innenraum, der Sulcus corneae befindet.

Fassen wir alles bisher über die Mechanik der Cornea Gesagte kurz zusammen, so ergibt sich folgendes Resultat: Unter den besprochenen mechanisch wichtigen Faktoren: Material des lamellösen, des fibrösen Teils der Cornea, Gewölbebau der Cornea, Ringfasern, ist nur das Material des fibrösen Teiles geeignet, die Frage nach der Art der Beanspruchung der Cornea zu lösen. Die Cornea kann demnach auf Zug beansprucht werden und zwar unter dem Einfluß des intraokularen Drucks.

Nunmehr haben wir uns zu fragen, welche Zwecke bei der Herausdifferenzierung des verschiedenen Gewebsmaterials in der Cornea verfolgt wurden.

Die Eigenartigkeit des lamellösen Teils der Cornea kann nicht durch das bloße Erfordernis der Zugfestigkeit erklärt werden, denn dazu würde auch gewöhnliches Sehnengewebe ausreichen. Der Zweck der Ausgestaltung dieses Teils ist demnach offenbar nur der optische, die Herstellung der Durchsichtigkeit.

Nicht so schnell beantwortet sich die Frage, welche Notwendigkeit die Ausbildung eines besonderen fibrösen Teils der Cornea erforderte. Er ist undurchsichtig, und man muß sich demnach fragen, weshalb dieser Teil der Cornea überhaupt bindegewebig ausgebildet ist und nicht vom Scleraknorpel eingenommen wird. Dieser fibröse Teil ist nun am breitesten dorsal und ventral im Auge, also gerade dort, wo vom Corpus ciliare oder der Iris der Linsenmuskel und das Ligamentum suspensorium entspringen. Und Corpus ciliare oder Iris sind stets mit dem fibrösen Corneateile viel fester verwachsen als mit dem Scleralknorpel. Bemerken wir ferner, daß die Cornea und ebenso die Sclera fast unzerreißbar ist, daß aber leicht die Cornea von der Sclera losreißt; daß also Bindegewebe am Knorpel viel weniger gut befestigt ist als Bindegewebe am Bindegewebe und Knorpel am Knorpel, so wird uns der Zweck des fibrösen Teiles der Cornea klar. An ihm sind die bindegewebigen Ursprungsstellen des Linsenmuskels und des Ligamentum suspensorium befestigt, und zwar viel besser befestigt, als wenn

Knorpel an die Stelle des fibrösen Gewebes träte. Leicht begreift sich nunmehr, warum ventral der fibröse Teil der Cornea stets breiter ist als dorsal. Ventral ist nämlich eine stärkere Befestigung nötig als dorsal, da ventral der Linsenmuskel mit seiner ganzen Kraft auf eine eng umschriebene Stelle wirkt, während sein Zug dorsal sich auf die ganze Breite des Ligamentum suspensorium verteilt.

Jetzt läßt sich auch die häufige Randverdickung der Cornea erklären, da zur Herstellung überall gleicher Zugfestigkeit die den Knorpel mit der Cornea verbindende Fläche größer sein muß, als sonst der Querschnitt der Cornea.

Die vordere Basalmembran der Selachier stellt offenbar die druckfesteste Schicht der Cornea da, und durch diese gerade außen liegende druckfeste Schicht erhält die Cornea einen erhöhten Grad von Biegungsfestigkeit gegenüber eindrückenden Wirkungen, der ihr wahrscheinlich bei akuten lokal wirkenden Stößen von außen her nützlich ist. Zur Festigung gegen den auf die ganze Cornea wirkenden hydrostatischen Druck kann die vordere Basalmembran ebensowenig wie die anderen Cornealamellen beitragen.

Eine der descemetischen Membran vergleichbare Bildung fehlt, wie schon gesagt, ebenso wahrscheinlich ein Endothel, es scheint nur ein feines, sehr hinfälliges Häutchen vorhanden zu sein, dessen zellige Beschaffenheit nicht nachweisbar war. Wenn nun tatsächlich das Endothel der Cornea im Säugetierauge als für Wasser undurchlässige Membran fungiert (Leber, 52), dann ist es nicht anzunehmen, daß dem gleichgelegenen zarten Gebilde im Selachierauge die gleiche Funktion zukommt. Das Fehlen einer für Wasser undurchlässigen Schicht bei Selachiern würde aber auch weniger von Belang sein als bei höheren Tieren, da, wie ich Höber (42) entnehme, die Körperflüssigkeiten der Selachier dem Meerwasser isotonisch sind. „Mögen also“, sagt Höber (p. 25), „Regulationsvorrichtungen für die Aufrechterhaltung chemischer Differenzen . . . außen und innen existieren, — Vorrichtungen für die Regulierung des osmotischen Druckes bestehen sicherlich nicht.“ Diese Verhältnisse würden verwirklicht sein, wenn auch eine für Wasser undurchlässige Schicht fehlte und nur eine semitransparente (d. h. für Wasser durchlässige, für gelöste Stoffe undurchlässige) Membran existierte, die möglichenfalls in der Conjunctiva corneae vorhanden ist.

Ein Sulcus corneae ist bei den Selachiern entweder nur sehr schwach ausgeprägt oder er fehlt ganz. Eine Ausnahme von dieser Regel bildet nur Squatina. Nachdem wir erkannt haben, daß das Selachierauge formbeständig gegenüber dem intraokularen Druck gebaut ist, verwundert das Fehlen oder die schwache Ausbildung des Sulcus corneae nicht. Der intraokulare Druck strebt aus dem Bulbus eine Kugel zu machen, er würde also den Bulbus um so leichter deformieren können, je mehr das Auge von der Kugelgestalt abweicht, wozu der Sulcus corneae ja nur beiträgt.

11. Der Bulbus als Ganzes.

In allen Fällen ist der Bulbus der Haie fast vollkommen symmetrisch gebaut, die nasale Hälfte gleicht spiegelbildlich der temporalen, die dorsale der ventralen. Nur die Dickenverhältnisse der Sclera können geringe, rein äußerliche Asymmetrie hervorrufen.

Ziemlich reine Ellipsoidform mit bald größerem, bald geringerem Unterschied der Achsenlängen besitzt der Bulbus bei denjenigen Haien, deren Sclera und Chorioidea ziemlich dünn ist, Scyllium, Mustelus, Spinax, Chimaera. Bei diesen muß sich nämlich der Wölbungsgrad des postäquatorialen Segments fast direkt nach dem der Retina richten, dieses stellt daher eine Ellipsoidcalotte dar; das prääquatoriale Segment hat wegen des fast oder gänzlich fehlenden Sulcus corneae gleichfalls ellipsoidische Gestalt. Durch Zusammenfügung beider Segmente entsteht ungefähr ein Ellipsoidkörper, der in speziellen Fällen Rotationskörper sein kann. Zu einer vollkommenen Ellipsoidform kommt es übrigens nie, stets ist vielmehr das postäquatoriale Segment auf Kosten des prääquatorialen vergrößert, eine Eigenschaft, die unter Ausnützung der Periskopie der Fischlinse das Gesichtsfeld vergrößert (Pütter, 82) und daher den Fischen, deren Kopf wenig beweglich ist, sehr zu statten kommt.

Das postäquatoriale Segment schmiegt sich nicht mehr der Retina an, sondern zeigt kompliziertere Formen, wenn zwischen Retina und Sclera eine im Augengrunde sehr dicke Chorioidea liegt, wenn ferner gleichzeitig die Sclera dicker und kranial mit nach rückwärts vorspringendem Bulbusgelenk versehen ist (Acanthias, Squatina, Rochen). Inwiefern diese Bildungen als innere Anpassungen an die dorsoventrale Abplattung anzusehen sind, wurde in den Kapiteln „Chorioidea“ und „Bulbusstütze“ gezeigt.

Ermangeln nun auch manche Eigentümlichkeiten einer Erklärung ihrer Zweckmäßigkeit, so ist es vielleicht nicht zu gewagt, darin Ueberbleibsel der ehemaligen Gestaltung oder unumgängliche Folgen der Umgestaltung zu sehen, die gleich rudimentären Organen einer solchen Erklärung nicht bedürfen. Tatsächlich scheint besonders das Torpedoauge mit einem großen Ballast von Knorpel und Bindegewebe belastet zu sein, der zum Teil unzweckmäßig erscheint und als notwendiges Uebel aufzufassen wäre.

Besonderheiten weist das prääquatoriale Segment des Bulbus der Rochen auf, und zwar bis zu dem Grade, daß manche der beim Haiauge fast selbstverständlichen topographischen Begriffe bei ihnen nicht ohne weiteres anwendbar sind. So umständlich nun auch die im Speziellen Teil gegebenen Beschreibungen dieser Augen ausfallen, so leicht ist es, das formgestaltende Prinzip bei denselben zu erkennen. Der Bulbus liegt an der Dorsalseite des stark abgeplatteten Körpers und ragt aus der Körperoberfläche heraus. Um nun möglichst wenig herauszuragen und eine bei Wassertieren stets vorteilhafte, von Unebenheiten möglichst freie Körperoberfläche zu gestatten, erfährt der dorsale und der ventrale Teil des prääquatorialen Segmentes gleichfalls eine Abplattung, während das für die Sehfunktion wichtige postäquatoriale Segment hiervon befreit bleibt.

Die relative Größe des Auges ist insofern von der der Linse abhängig, als sich die Größe des Retinaabstandes in der Richtung der Achse genau nach der Linsengröße richtet (Matthiessen, 69). Wir finden dabei die relativ größten Augen bei den in großen Tiefen lebenden Formen Spinax und Chimaera.

Die Notwendigkeit eines konstanten Verhältnisses zwischen Linsengröße und Retinaabstand vom Linsenzentrum dürfte in manchen, allerdings außerhalb der Ordnung der Selachier fallenden Fällen nicht nur die Größe, sondern auch die Form des Bulbus beherrschen.

Es ist nämlich wahrscheinlich, daß die Notwendigkeit dieses bestimmten Verhältnisses im Verein mit dem Erfordernis relativ sehr großer Linsen in sehr großen, dunklen Tiefen die von Brauer (14, 15) beschriebene eigentümliche Form der „Teleskopaugen“ bei Tiefseefischen herbeiführte. Auch diese Augen

entsprechen dem „schematischen Fischauge“ MATTHIESSENS (cf. Kapitel „Retina“), da auch bei ihnen nach BRAUERS Zeichnungen sich der Retinaabstand zum Linsenradius im Mittel wie 2,4 : 1 verhält. Das Auge mußte eine durch die erhebliche Linsengröße bedingte große Achsenlänge haben, während für eine seitliche und kranialwärts gerichtete Ausdehnung des Auges am relativ kleinen Körper des Tieres nicht mehr Platz war. Der Interorbitalraum ist nämlich bei den Tiefseefischen nach BRAUER schon bis auf eine dünne Membran reduziert. So kommt die scheinbar in axialer Richtung verlängerte Form des Auges und sein starkes Hervorstehen aus dem Körper zu stande. Gleichzeitig wird aus dem seitlich gerichteten Auge ein nach vorn oder oben gerichtetes, da ein seitlich gerichtetes Teleskopauge diejenigen Strahlen nicht empfangen könnte, die aus der Blickrichtung kommen. Die häufig auftretende Nebenretina dürfte dann, wie wir mit BRAUER vermuten, die von der Seite kommenden Strahlen empfangen. Sie kann übrigens wegen ihrer Nähe an der Linse keine deutlichen Bilder, sondern nur verwaschene Lichteindrücke empfangen und dient vielleicht vorwiegend als Organ des Bewegungssinnes.

Der Bulbus terrestrischer Tiere unterliegt nicht demselben Zwange wie das Fischauge, da bei ihnen die Linse nicht so konstante Eigenschaften hat wie bei Fischen. Während also die Konstanz des Retinaabstandes vom Linsenzentrum im Verhältnis zur Linsengröße für das Fischauge charakteristisch ist, ist dem Säugetier- und Vogelauge der Wechsel dieses Verhältnisses eigentümlich, seine Konstanz erscheint nur wieder bei Cetaceen (MATTHIESSEN, 66, 68; PÜTTER, 82), deren Linse ja auch der Fischlinse sehr ähnlich ist.

Ein dem Teleskopauge der Tiefseefische ähnliches Auge kommt indessen den Nachtraubvögeln zu, und bei diesen sind auch die Bedingungen ähnlich wie bei jenen. Die Linse ist groß, durch ihre starke Wölbung wird einer zu großen axialen Verlängerung des Bulbus vorgebeugt, immerhin resultiert gleichfalls ein seitlich nicht ausgedehntes und nach vorn gerichtetes Auge. Es hat einen ähnlichen Weg durchgemacht wie das Teleskopauge der Tiefseefische und das Ergebnis ist eine interessante Konvergenzerscheinung, nur ist das Auge der Nachtraubvögel nicht ganz so weit in dieser Richtung entwickelt, wie das Teleskopauge der Tiefseefische.

12. Gefäße.

Die Gefäße des Selachierauges sind von Virchow (102) genau beschrieben worden. Ein bestimmtes mechanisches Prinzip läßt sich in der Anordnung ihrer Ein- und Austrittsstellen nicht auffinden. Wahrscheinlich kommen beim Gefäßverlauf mehr als sonst irgendwo innere Anpassungen in Betracht, die nicht leicht zu übersehen sind. So vermutet Virchow, daß die den Selachiern eigentümliche Verschiebung der Arteria chorioideae nach der temporalen Seite des Bulbus hin durch die Art ihres Ursprunges bedingt sei. Daß die Irisarterie gerade ventral die Iris betritt, dürfte vielleicht mit dem dort befindlichen Linsenmuskel zusammenhängen. Indem die Venensammelstellen dorsal und ventral im vertikalen Meridian liegen, scheinen sie eine indifferente Lage einzunehmen, in welcher sie weder die Chorioidea- noch die Irisarterie, weder den temporalen noch den nasalen Zweig einer jeden durch größere Nähe bevorzugen. Auf die schiefen Durchbohrungen, mit denen Gefäße und Sehnerv durch die Sclera hindurchgelangen, ist schon bei der Besprechung der Chorioidea hingewiesen worden.

13. Sehnerv.

Der Sehnerv durchläuft stets geradlinig die Orbita, seine Verlaufsrichtung ist senkrecht zur Medianebene des Tieres, biegt aber am Bulbus dorsal- oder temporalwärts um, so daß er die Sclera schief durchbohrt. Daß der Sehnerv gleich den Gefäßen mit schiefer Durchbohrung in die Sclera eintritt, ist sehr verständlich, da er natürlich mit einer Lymphscheide umgeben ist. Seine Eintrittsstelle in die Sclera liegt entweder zentral, oder sie ist vom Zentrum aus in nasaler, ventraler oder nasal-ventraler Richtung verschoben. Sind Bulbusstütze und eine Gelenkfläche am Bulbus vorhanden, so ist die Sehnerveneintrittsstelle der Gelenkfläche des Bulbus stets stark genähert; manchmal durchbohrt er die Gelenkfläche am Rande und beansprucht eine Einkerbung des Randes der Stielplatte für sich. Es ist anzunehmen, daß der Sehnerv in diesem Verlauf den geringsten Zerrungen durch die Augenbewegungen ausgesetzt ist. Gar keinen Zerrungen wäre er ausgesetzt, wenn der Punkt, an dem er die Sclera durchbohrt, derjenige Punkt wäre, um den der Bulbus bei allen Bewegungen sich drehte, der also selbst in Ruhe bliebe. Dieser Fall ist nun zwar nicht verwirklicht, der Bulbus müßte

sonst auf der Gelenkplatte auf und ab kippen, statt auf ihr zu gleiten. Die Elastizität des Knorpels, zumal des faserigen Knorpels an der Peripherie der Stielplatte, macht aber ein teilweises Auf- und Abkippen des Bulbus auf ihr wahrscheinlich, und dadurch erhellt die beschriebene Lage der Opticus-Eintrittsstelle als die günstigste, die möglich war.

14. Augenmuskeln.

Was die Augenmuskeln betrifft, so soll auf die an sie geknüpften morphologischen Kontroversen nicht eingegangen werden, da ich sie nicht in Beziehungen zur Funktion bringen konnte. Es erübrigen sich dann nur noch wenige kurze Bemerkungen: Die 4 Recti entspringen stets sehr nahe beieinander temporal in der Orbita und bilden einen Kegel, dessen Achse die Bulbusstütze bildet, wenn sie vorhanden ist. Sie inserieren regelmäßig dorsal, ventral, nasal und temporal. Sie sind stets sämtlich von etwa gleicher Länge, und daher inseriert der Rectus externus stets näher an der Cornea als Rectus superior und inferior, diese näher als der Rectus internus. Ihre Ursprünge können vom Cranium auf die Bulbusstütze heraufrutschen. Die beiden Obliqui entspringen meist sehr nahe beieinander nasal in der Orbita und inserieren etwa an gleicher Stelle wie Rectus superior und inferior. Häufig sind alle Muskeln ungleich stark, und zwar sind bei Haien meist unter den Laterales die stärksten. Dadurch werden die Drehungen der Augen nach vorn und hinten, also in der Hauptbewegungsrichtung, begünstigt. Bei Plattfischen findet man stärkere Superiores und Inferiores, die dadurch eintretende Begünstigung der Aufwärts- und Abwärtsbewegungen der Augen hängt natürlich mit dem hauptsächlich oben gelegenen Blickfeld der Plattfische zusammen.

15. Tenonsche Kapsel.

Der Bulbus ist nie direkt in das lymphoide Fettgewebe der Orbita eingebettet, sondern in eine Tenonsche Kapsel eingeschlossen. In ihren Beziehungen zur Sclera, zur Conjunctiva, zum Sehnerv und zu den Augenmuskeln gleicht sie der von Virchow (104) beschriebenen Tenonschen Kapsel des Menschen. Ist eine Bulbusstütze vorhanden, so setzt sich die Kapsel an die Gelenkplatte derselben bezw. an das diese umgebende Bindegewebe

an. Ausnahmen hiervon bilden Carcharias carcharias und Lamna, bei denen der Knorpelstiel in der äußeren Faserschicht der Sclera endigt, und Selache, wo die Kapsel durch eine sehr dicke Schicht von Tangentialfasern ersetzt ist.

16. Conjunctiva.

Die Propria der Conjunctiva sclerae und palpebrarum bietet nun nichts Besonderes mehr. Das Epithel der Conjunctiva sclerae und, soweit es festgestellt wurde, palpebrae ist stets ein mehrschichtiges Pflasterepithel, das Becherzellen enthält. Das Sekret derselben füllt im Leben des Tieres wahrscheinlich den Conjunctivalsack aus und ermöglicht dadurch eine leichtere Beweglichkeit des Bulbus, als wenn das Meerwasser den Conjunctivalsack erfüllte. Das zur Conjunctiva gehörige Epithel der Cornea ist stets ein höheres als das Epithel der Conjunctiva sclerae. Nie konnte eine Verhornung in demselben nachgewiesen werden, wie sie Pütter (82) bei Wassersäugetieren findet. Das Fehlen weiterer nachweisbarer Anpassungen an die physikalisch-chemischen Wirkungen des Meerwassers beruht wahrscheinlich auf der isotonischen Eigenschaft der Körperflüssigkeiten bei Selachiern (Höber, 42) gegenüber dem Meerwasser.

17. Lidapparat.

Der Lidapparat hat in allen Fällen das Gemeinsame, daß der Lidspalt hauptsächlich in horizontaler Richtung ausgedehnt ist. Es gilt also vom Lidspalt genau dasselbe wie von der Cornea und der Region des schärfsten Sehens. Im übrigen gibt es bei Selachiern drei verschiedene Typen des Lidapparates, die unvermittelt nebeneinander stehen. Entweder gibt es ein oberes und ein unteres Augenlid (Acanthias, Spinax, Chimaera), welche, wie bei Acanthias feststeht, beide beweglich sind; oder das untere Augenlid hat seine Beweglichkeit verloren und wird in dieser Hinsicht durch eine bewegliche Duplikatur des Innenblattes, die Nickhaut, ersetzt (Mustelus, Scyllium), oder endlich beide Augenlider sind am Rande des durchsichtigen Teiles der Cornea festgewachsen (Rochen). Vielleicht könnten auf diese Unterschiede am ehesten Rückschlüsse auf die Verwandtschaft der Selachier untereinander gezogen werden. Die Unterschiede sind nämlich zweifellos morphologischer Art, denn in funktioneller Hinsicht erreichen die meisten Selachier trotz der

Verschiedenheiten des Lidapparates dasselbe Ziel. Durch den Verschluß des Lidspaltes wird blendendes Licht vom Auge ferngehalten. Möglichenfalls ist übrigens nirgends bei Selachiern ein vollständiger Lidschluß möglich. Bei den Rochen, wo die Beweglichkeit der Lider fehlt, scheint das zur Iris gehörige Operculum pupillare den Ersatz dafür zu bieten. Eine Ausnahme bildet allerdings Torpedo, dem das Operculum fehlt. Wenn das Operculum die beweglichen Lider zu ersetzen im stande ist, und zwar gerade bei den Rochen, die sich bekanntlich häufig in den Sand des Meeresgrundes hineinwühlen, so müssen wir als wesentlichste Funktion der Lider die Fernhaltung blendenden Lichtes ansehen, während der Schutz gegen akute mechanische äußere Einflüsse oder, woran MATTHIESSEN (68) vor allem denkt, gegen Parasiten viel weniger in Betracht kommt.

18. Lage des Auges im Kopfe.

Die Lage des Auges im Kopfe ist stets eine ausgesprochen seitliche, die Augenachse ist meist gar nicht oder nur sehr wenig nach vorn und oben gerichtet. Eine Ausnahme bildet Squatina mit einer Augenachse, die im Winkel von 45° gegen die Horizontale seitlich aufwärts gerichtet ist. Die seitliche Lage des Auges ist bei Fischen im allgemeinen überall zu finden, sie schützt das Auge vor dem Druck des beim Schwimmen zu durchteilenden Wassers. Trotz dieser Lage erlaubt die Wölbung der Cornea im Verein mit der periskopischen Eigenschaft der Linse in allen Fällen das Blicken in der Vorwärtsrichtung, wenn das Auge nur ein wenig entweder durch seine natürliche Lage oder durch einen geringen Muskelzug nach vorn gerichtet ist.

Zusammenfassung.

Die vorangegangenen Darstellungen zeigen, soweit sie die Anatomie des Selachierauges betreffen, daß zwischen den Augen der verschiedenen Species häufig beträchtliche Unterschiede bestehen. Trotzdem bleibt jedem Auge ein gewisser Stamm von Eigenschaften, die allen Selachiern eigentümlich sind, und deren Gesamtheit dem Selachierauge und nur diesem zukommt und daher das Selachierauge charakterisiert. Fassen wir die wichtigsten derselben zusammen, so können wir das Selachierauge folgendermaßen definieren:

Das Selachierauge ist ein Wirbeltierauge mit kugeliger Linse und epithelialem Linsenmuskel (also vom Typus der Fischaugen), mit vergrößertem hinteren und verkleinertem vorderen Bulbussegment, mit vorwiegend knorpeliger Sclera, mit ziemlich gewölbter dünner großer Cornea, mit Corpus ciliare, mit eigenartig gebautem Tapetum lucidum, mit epithelialer Irismuskulatur, ohne mesodermatische Muskulatur der Iris, des Corpus ciliare, der Chorioidea und der Venen in der Chorioidea und im Corpus ciliare, mit einer Zonula Zinnii eigener Art, ohne den für Fische charakteristischen Processus falciformis und ohne Glaskörpergefäße. Einige Besonderheiten, die noch Erwähnung verdienen, sind:

1) Der dorsale und ventrale Teil der Retina liegen der Linse näher als der auf deutliches Nahesehen eingestellte mittlere horizontale Retinastreifen, sie enthalten ferner weniger lichtempfindliche Elemente und verhältnismäßig noch weniger Ganglienzellen als dieser. Sie besitzen daher ein geringeres Distinktionsvermögen und schwächeren Lichtsinn als der auf deutliches Sehen eingestellte, mittlere horizontale Retinastreifen, dabei aber vielleicht eine wenigstens relativ große Fähigkeit zum Wahrnehmen von Bewegungen im Netzhautbilde.

2) Das Außenblatt der Netzhaut ist stets ein einschichtiges, sehr niedriges, unpigmentiertes Epithel.

3) Vor dem Tapetum lucidum liegt entweder eine Choriocapillaris, oder kleinere Gefäße dringen von der Vasculosa der Chorioidea durch das Tapetum bis an dessen innere Fläche.

4) Die Chorioidea besteht, wenn die Choriocapillaris fehlt, von innen nach außen aus folgenden Schichten: erstens einem Endothel, zweitens dem Tapetum lucidum, drittens der Vasculosa, viertens der häufig fehlenden, häufig aber sehr dicken Suprachorioidea.

5) Das Tapetum lucidum besteht aus Kristalle enthaltenden Zellen, zwischen denen die Fortsätze einer dahinter liegenden Schicht von Pigmentzellen liegen.

6) Die Zonula Zinnii ist bei Selachiern ein zirkuläres homogenes gelatinöses Häutchen, das das Corpus ciliare bedeckt und vom pupillaren Rande desselben zur Linse zieht.

7) Das bekannte Ligamentum suspensorium lentis und die „Sehne“ des Linsenmuskels sind nichts anderes als eine verstärkte dorsale bezw. ventrale Partie der Zonula.

8) Die Abstammung des Glaskörpers und der Zonula von der Pars iridiaca retinae ist auf Grund präparatorisch nachweisbarer Tatsachen wahrscheinlich.

9) Am Knorpel der Bulbusstütze lassen sich Uebergänge zwischen hyalinem und faserigem Knorpel, sowie zwischen diesem und faserigem Bindegewebe konstatieren. Die von früheren beobachtete tangentiale Lage der der Knorpeloberfläche genäherten Knorpelzellen ist nichts anderes als der Uebergang von Knorpel ins Perichondrium.

10) Die Cornea besteht aus einem durchsichtigen lamellösen und einem ihn entweder überall oder wenigstens dorsal und ventral umgebenden undurchsichtigen fibrösen Teile.

11) Das von Früheren genannte Ligamentum annulare besteht bei Selachier nur darin, daß das Corpus ciliare, unter Umständen auch die Iris, ohne histologische Veränderungen zu erleiden, an dem undurchsichtigen Teil der Cornea fester haftet als am Scleraknorpel. Es ist daher nicht ringförmig, sobald der undurchtige Corneateil es nicht ist, und weder mit dem Ligamentum annulare der Teleostier, noch mit dem Ligamentum pectinatum der Säugetiere und Vögel zu vergleichen.

Aus der Phylogenese des Selachierauges ist bekanntlich die interessanteste Tatsache die, daß die Sclera phylogenetisch als ein Teil des Craniums aufzufassen ist und auch nach ihrer Abgliederung von demselben noch der ehemalige Zusammenhang durch eine knorpelige Bulbusstütze angedeutet wird (Gegenbaur).

Die Augen der heute lebenden Selachier sind nun als Produkte von Entwickelungen zu betrachten, die unter verschiedenen Lebensbedingungen stattfanden. Als Anpassungen an diese sind die meisten Eigentümlichkeiten der einzelnen Augen aufzufassen.

I. Optische Anpassungen:

1) Die Linse der Fische hat bei dem Erfordernis, möglichst stark gewölbt und möglichst stark brechend zu sein, in jedem Falle das mögliche Maximum erreicht, indem ihre Größe stets nur die gerade notwendige, die Wölbung bis zur Kugelform und die Brechkraft bis zu einem konstanten hohen Grenzwert gesteigert ist; sie ist also als eine Maximalleistung des tierischen Organismus anzusehen.

2) Anpassungen an die Helligkeitsgrade, denen die Tiere ausgesetzt sind: Bei allen findet sich ein Tapetum lucidum,

welches die Aufgabe zu haben scheint, die beim Sehen bei schwachen Beleuchtungen störenden entoptischen Erscheinungen unter die Reizschwelle zu bringen. Im Retinaepithel fehlt das Pigment, wie bei allen Augen mit Tapetum.

3) Im Sinnesblatt überwiegen die Stäbchen über die Zapfen, da das Farbensehen unter Wasser weniger Bedeutung hat als die Helldunkelempfindung.

4) Die Linse ist aplanatisch und erfordert daher kein Abblenden der Randstrahlen.

5) Je weniger Licht das Tier umgibt, um so größer ist für das Auge das Lichtbedürfnis; um so größer ist daher unter den Selachiern die Linse und deshalb auch der Abstand zwischen Linsenzentrum und Retina und damit das ganze Auge.

6) Mit vergrößertem Lichtbedürfnis wird die Cornea größer, bis sie einen konstanten maximalen Grenzwert der relativen Größe erreicht.

7) In der Retina sind mit größerer Meerestiefe die Innervationsbezirke des Ganglion opticum größer, also die Sehschärfe ist verringert, es vergrößert sich ferner die Zahl der Retinaelemente auf der Flächeneinheit und damit die Stärke der Lichtempfindung.

8) Die Iris kann dreierlei verschiedene, einander ausschließende Anpassungen zeigen:

a) Als Anpassung an das Tagleben resultiert eine bewegliche Iris mit rundlicher Pupille (Acanthias, Carcharias, Centrina, Mustelus, Galeus).

b) Als Anpassung an das Nachtleben resultiert eine bewegliche Iris mit tagsüber spaltförmig verengter Pupille (Lamna, Scyllium, Squatina, Selache, Torpedo). (Bei Rochen eine Iris mit Operculum pupillare.)

c) Als Anpassung an das Leben in großen Tiefen resultiert eine sehr schmale Iris mit sehr schwacher Muskulatur und sehr großer rundlicher Pupille (Spinax, Chimaera).

II. Hydrostatische Anpassungen:

9) Anpassungen an Verminderung des äußeren hydrostatischen Druckes (infolge des Aufsuchens geringerer Meerestiefen) liegen im Baue der Cornea.

10) Anpassungen an die Erhöhung des äußeren hydrostatischen Druckes infolge des Aufsuchens größerer Meerestiefen liegen wahrscheinlich in den schiefen Durchbohrungen der Gefäße

und des Sehnerven und in der Ansammlung vieler, der Muskulatur entbehrender Venen in der Chorioidea.

11) Anpassungen an schnell vorübergehende Druckschwankungen liegen in dieser Ansammlung von Venen, ferner in der Spiraldrehung der Stützfasern der Retina.

III. Hydrodynamische Anpassung:

12) Als Anpassung an die Bewegung des Tieres im Wasser resultiert die seitliche Lage des Auges im Kopfe.

IV. Hydrochemische Anpassung:

13) Das Fehlen von nachweisbaren Schutzeinrichtungen der Conjunctiva (Verhornungen etc.) gegen die physikalisch-chemischen Wirkungen des Seewassers und das Fehlen der Membrana Descemeti und des Endothels der Cornea erklärt sich aus der Tatsache, daß die Körperflüssigkeiten der Selachier mit dem Meerwasser isotonisch sind.

V. Mechanische Anpassung:

14) Ein Schutz gegen Stöße, die die Cornea erleidet und welche dann plötzliche Druckschwankungen hervorrufen würden, liegt in dem gegen Einbiegung gefestigten Bau der Cornea.

VI. Innere (korrelative) Anpassungen:

15) Als innere Anpassung, nämlich an die fehlende Elasticität und kugelige Form der Linse, finden wir einen den Ort der Linse verändernden Linsenmuskel und ein ihm entgegenwirkendes Ligamentum suspensorium lentis; die Zugwirkung überträgt sich nicht auf den Scleraknorpel, sondern seiner besseren Befestigung zuliebe auf den undurchsichtigen Teil der Cornea.

16) Die Falten des Corpus ciliare scheinen nur zur besseren Befestigung der Zonula Zinnii zu dienen.

17) Als Anpassung an die geringe Beweglichkeit des Kopfes ist die meist vorwiegend horizontale Ausdehnung des Lidspalts, der Cornea, des Tapetum und des am schärfsten sehenden Teiles der Retina, sowie die Periskopie der Fischlinse anzusehen.

18) Innere Anpassungen, nämlich Mittel zur Erhaltung der Formbeständigkeit des Bulbus gegenüber den Wirkungen der Augenmuskeln und Augenbewegungen, liegen in den meisten Verdickungen und Verdünnungen des Scleraknorpels.

19) Innere Anpassungen an die Körperform des Tieres: Vergrößerung des Abstandes zwischen Auge und Cranium läßt die Bulbusstütze erhalten bleiben und ruft eine im Augengrunde sehr dicke Suprachorioidea als Füll-

gewebe zur Kranialwärtsverlängerung des Auges hervor (Acanthias und die Plattfische).

20) Innere Anpassungen verschiedener Art scheinen in der Lage der Durchtrittsstellen der Gefäße in der Sclera zum Ausdruck zu kommen.

21) Als Ersatz für bewegliche Augenlider tritt das Operculum pupillare der Rochen auf.

In einigen Fällen zeigt sich das Rudimentärwerden einzelner Organe.

1) Rudimentär ist die Bulbusstütze wahrscheinlich bei Lamna, sicher bei Carcharias und Selache.

2) Als Reste ehemaliger Zustände erscheinen die großen Knorpel- und Bindegewebsmengen im Auge von Torpedo.

3) Rudimentär kann zweifellos der Linsenmuskel und auch die Fähigkeit der Accommodation bei Selachiern genannt werden.

Erläuterungen zu den Textfiguren.

b.st Bulbusstütze
c Cornea
c.c Corpus ciliare
ch Gefäßschicht der Chorioidea
f.sk Faserschicht der Sclera
i Iris
l Linse
l.m Linsenmuskel
l.r Lidrand
l.s.l Ligamentum suspensorium lentis
m.r.e Musculus rectus externus
m.r.i Musculus rectus internus im Horizontalschnitt
Musculus rectus inferior im Vertikalschnitt
m.r.s Musculus rectus superior
n.o Nervus opticus
r Retina
sch Suprachorioidea
sk Sclera
v.o Vagina nervi optici
w.c.c wallartige Erhebung des Corpus ciliare
z.z Zonula Zinnii.

Literatur.

1) Addario, C., Sull'istogenesi del vitreo nell'occhio dei Selaci. Monit. Zool. Ital., Anno 13, Suppl. 1903. (Mir nur im Referat zugänglich.)
2) Aubert, H., Physiologie der Netzhaut, Breslau 1865.
3) — Die Bewegungsempfindung. Arch. f. Physiol., Bd. XXXIX, 1886.
4) — und Förster, Beiträge zur Kenntnis des indirekten Sehens. Arch. f. Ophthalmologie, Bd. III, Abt. 2, 1857.
5) Beer, Th., Studien über die Accommodation des Vogelauges. Arch. f. Physiol., Bd. LIII, 1893.
6) — Die Accommodation des Fischauges. Ibid., Bd. LVIII, 1894.
7) — Die Accommodation des Kephalopodenauges. Ibid., Bd. LXVII, 1897.
8) — Die Accommodation des Auges bei den Reptilien. Ibid., Bd. LXIX, 1898.
9) — Die Accommodation des Auges bei den Amphibien. Ibid., Bd. LXXIII, 1898.
10) Berger, E., Beiträge zur Anatomie des Sehorgans der Fische. Morphol. Jahrb., Bd. VIII, 1883.
11) — Das Auge, in: Beiträge zur Anatomie von Luvarus imperialis. Krukenberg, Vergl.-physiol. Studien, 1. Reihe, Abt. 4, 1881.
12) Bertacchini, Sviluppo e struttura del Corpo vitreo in alcuni Vertebrati. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. XIX, 1901.
13) Boas, J. Z. V., Lehrbuch der Zoologie, 2. Aufl., Jena 1894.
14) Brauer, A., Ueber einige von der Valdivia-Expedition gesammelte Tiefseefische und ihre Augen. Sitz.-Ber. d. Ges. z. Beförd. d. ges. Naturw. Marburg, 1901.
15) — Ueber den Bau der Augen einiger Tiefseefische. Verh. d. Deutsch. zool. Ges. 11. Vers., 1902.
16) Brücke, E., Anatomische Untersuchungen über die sogenannten leuchtenden Augen bei den Wirbeltieren. Arch. f. Anat., Bd. XII, 1845.
17) Cajal, R. y, Die Retina der Wirbeltiere. Uebersetzt von R. Greef, Wiesbaden 1894.
18) Carini, A., Osservazioni sull'origine del vitreo. Monit. Zool. Ital., Anno 10, Suppl. 1899. (Mir nur im Referat zugänglich.)
19) Carrière, J., Die Sehorgane der Tiere, München u. Leipzig 1885.
20) Chievitz, J. H., Untersuchungen über die Area centralis retinae. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1889.
21) — Ueber das Vorkommen der Area centralis retinae in den vier höheren Wirbeltierklassen. Ibid., 1891.

22) Cirincione, S., Ueber die Genese des Glaskörpers bei Wirbeltieren. Verh. Anat. Ges. 17. Vers., Anat. Anz., Bd. XXIII, Ergänzungsheft 1903.
23) — Ueber den gegenwärtigen Stand der Frage hinsichtlich der Genese des Glaskörpers. Arch. f. Augenheilk. (Knapp und Schweigger), Wiesbaden 1904.
24) Claus, C., Lehrbuch der Zoologie, 5. Aufl., Marburg 1891.
25) Dogiel, A., Die Retina der Ganoiden. Arch. mikr. Anat., Bd. XXII, 1883.
26) Duméril, A., Histoire naturelle des poissons, T. I, Paris 1865.
27) Exner, S., Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten, Leipzig u. Wien 1891.
28) Fick, R., Handbuch der Anatomie und Mechanik der Gelenke, Bd. I, Jena 1904.
29) Föppl, A., Vorlesungen über technische Mechanik, Leipzig 1897—1900.
30) Fritsch, G., Die Retinaelemente und die Dreifarbentheorie. Abhandl. Kgl. preuß. Akad. d. Wiss., Anh., Sep., Berlin 1904.
31) Froriep, A., Die Entwickelung des Auges der Wirbeltiere, in: O. Hertwig, Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehre der Wirbeltiere, Bd. II, 1905.
32) Gegenbaur, C., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Bd. I, 1898.
33) Greef, V., Mikroskopische Anatomie des Sehnerven und der Netzhaut, in: Graefe-Saemisch, Handb. ges. Augenheilk., Lief. 20—22, 1900.
33a) Grynfellt, E., Le muscle dilatateur de la pupille chez les Mammifères. Montpellier, Firmin et Montagne, 1899. (Mir nur im Referate zugänglich.)
34) Haller, B., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, Jena 1904.
35) Heerfordt, C. F., Studien über den Musculus dilatator pupillae. Anat. Hefte, Arb. anat. Inst., 1900, H. 96 (Bd. XIV, H. 3.)
36) v. Helmholtz, H., Die Störung der Wahrnehmung kleinster Helligkeitsunterschiede durch das Eigenlicht der Netzhaut. Zeitschr. f. Physiol. u. Psychol. der Sinnesorgane, Bd. I, 1890. Auch in Helmholtz' wissenschaftl. Abhandl., Bd. III.
37) — Handbuch der physiologischen Optik, 2. Aufl., Hamburg u. Leipzig 1896.
38) Hertwig, R., Lehrbuch der Zoologie, 5. Aufl., Jena 1900.
39) Herzog, H., Ueber die Entwickelung der Binnenmuskulatur des Auges. Arch. mikr. Anat., Bd. LX, 1902.
40) Hess, C., und Heine, L., Arbeiten aus dem Gebiete der Accommodationslehre, IV. Arch. Ophthalmol., Bd. XLVI, 1898.
41) Hesse, R., Ueber den feineren Bau der Stäbchen und Zapfen einiger Wirbeltiere. Zool. Jahrb., Suppl.-Bd. VII (Festschr. Weismann), 1904.
42) Höber, R., Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe, Leipzig 1902.

43) Ischreydt, G., Zur Mechanik der Sclera. Arch. Ophthalmol., Bd. XLVI, 1898.
44) — Anatomische und physikalische Untersuchungen der Rindersclera. Ibid., Bd. XLVIII, 1899.
45) Jammes, L., Zoologie pratique, Paris 1904.
46) Koganeï, F., Untersuchungen über den Bau der Iris des Menschen und der Wirbeltiere. Arch. mikr. Anat., Bd. XXV, 1885.
47) v. Kölliker, A., Ueber die Entwickelung und Bedeutung des Glaskörpers. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXVI, 1904, u. Verh. Anat. Ges. 17. Vers., Anat. Anz., Bd. XXXIII, Ergänzungsh., 1903.
48) König, A., und Brodhun, E., Experimentelle Untersuchungen über die psychophysische Fundamentalformel in Bezug auf den Gesichtssinn. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss., Berlin 1888.
49) Krause, W., Die Retina, II. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Histol., Bd. III, 1886.
50) Krumbach, Th., Ueber die Greifhaken der Chätognathen. Zoolog. Jahrb., Abt. f. Systematik etc., Bd. XVIII, Jena 1903.
51) Langhans, Th., Untersuchungen über die Sclerotica der Fische. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XV, 1865.
52) Leber, Th., Die Zirkulations- und Ernährungsverhältnisse des Auges, in: Graefe-Saemisch, Handb. d. ges. Augenheilk, Bd. II, 2. Aufl., 1903.
53) Lauber, H., Beiträge zur Anatomie des vorderen Augenabschnittes der Wirbeltiere. Anat. Hefte, Abt. 1, Arb. anat. Inst., Bd. XVIII, 1902.
54) v. Lenhossék, M., Die Entwickelung des Glaskörpers, Leipzig 1904.
55) Leuckart, R., Organologie des Auges, in: Graefe-Saemisch, Handb. d. ges. Augenheilk., Bd. II, Leipzig 1876.
56) Leydig, F., Zur Anatomie und Histologie der Chimaera monstrosa. Müllers Arch., 1851.
57) — Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwickelungsgeschichte der Rochen und Haie, Leipzig 1852.
58) — Anatomische Untersuchungen über Fische und Reptilien, Berlin 1853.
59) — Lehrbuch der Histologie, Hamm 1857.
60) Manz, W., Ueber den wahrscheinlichen Accommodationsapparat des Fischauges, in: A. Ecker, Untersuchungen zur Ichthyologie, Freiburg 1857.
61) — Anatomisch-physiologische Untersuchungen über die Accommodation des Fischauges. Diss. med., Freiburg 1858.
62) Matthiessen, L., Ueber die Berechnung des absoluten Brechungsvermögens des Kernzentrums der Kristalllinse. Arch. f. Ophthalmol., Bd. XXII, Abt. 3, 1876.
63) — Ueber die geometrische Gestalt der theoretischen Retina im periskopischen schematischen Auge. Ibid., Bd. XXV, Abt. 4, Berlin 1879.
64) — Untersuchungen über den Aplanatismus und die Periskopie der Kristalllinse in den Augen der Fische. Arch. f. Physiol., Bd. XXI, 1880.

65) Matthiessen, L., Ueber die Beziehungen, welche zwischen dem Brechungsindex des Kernzentrums der Kristalllinse und den Dimensionen des Auges bestehen. Ibid., Bd. XXVII, 1882.
66) — Ueber den physikalisch-optischen Bau des Auges der Cetaceen und Fische. Ibid., Bd. XXXVIII, 1886.
67) — Ueber den physikalisch-optischen Bau des Auges der Cetaceen und Fische. (Fortsetzung.) Ibid., Bd. XXXIX, 1886.
68) — Die neueren Fortschritte in unserer Kenntnis von dem optischen Bau des Auges der Wirbeltiere, in: Beiträge zur Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane. Festschr. f. Helmholtz, Hamburg u. Leipzig 1891.
69) — Beiträge zur Dioptrik der Kristalllinse, VI. Zeitschr. f. vergl. Augenheilkunde, Bd. V, Heft 2, 1893.
70) Milne-Edwards, H., Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée, T. XII, Paris 1876—77.
71) Müller, H., Ueber Knochenbildungen in der Sclera des Tierauges. Verhdl. d. phys.-med. Ges. Würzburg, Bd. IX, 1859.
72) Müller, Johannes, Untersuchungen über die Eingeweide der Fische. Physikalische Abhandl. d. Kgl. Akademie d. Wiss., Berlin 1845.
73) — und Henle, J., Systematische Beschreibung der Plagiostomen, Berlin 1841.
74) Müller, W., Ueber die Stammesentwickelung des Sehorgans der Wirbeltiere, in: Beiträge zur Anatomie und Physiologie. Festgabe für C. Ludwig, Leipzig 1874.
75) Münch, K, Ueber die muskulöse Natur des Stromazellnetzes der Uvea. Zeitschr. f. Augenheilkde., Bd. XII, Berlin 1904.
76) Neumayer, L., Der feinere Bau der Selachier-Retina. Arch. mikr. Anat., Bd. XLVIII, 1897.
77) Nussbaum, M., Die Pars ciliaris retinae des Vogelauges. Arch. mikr. Anat., Bd. LVII, 1901.
78) — Die Entwickelung der Binnenmuskeln des Auges der Wirbeltiere. Arch. mikr. Anat., Bd. LVIII, 1901.
79) — Entwickelungsgeschichte des menschlichen Auges, in: Graefe-Saemisch, Teil 1, Bd. II.
80) Parker, J., and Haswell, W., A Textbook of zoology, Vol. II, New York 1897.
81) van Pée, P., Recherches sur l'origine du corps vitré. Arch. Biol., T. XIX, 1902. (Mir nur im Referat zugänglich.)
82) Pütter, A., Die Augen der Wassersäugetiere. Zoolog. Jahrbücher, Abt. f. Anat., Bd. XVII, 1903.
83) Rabl, C., Ueber den Bau und die Entwickelung der Linse. 1. Teil. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. LXIII, 1898.
84) — Ueber den Bau und die Entwickelung der Linse. 3. Teil. Ibid., Bd. LXVII, 1900.
85) — Zur Frage nach der Entstehung des Glaskörpers. Anat. Anz., Bd. XXII, 1903.
86) Retzius, G., Zur Kenntnis vom Bau der Selachier-Retina. Biologische Unters., N. F. Bd. XII, Jena 1905.

87) Ruge, G., Ueber das peripherische Gebiet des Nervus facialis bei Wirbeltieren. Festschrift für Gegenbaur, Bd. III, Leipzig 1879.
88) Sagemehl, M., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. Morphol. Jahrb., Bd. IX, 1884.
89) Schaper, A., Die nervösen Elemente der Selachier-Retina in Methylenblaupräparaten. Festschrift A. Kupffer, Jena 1899.
90) Schiefferdecker, P., Studien zur vergleichenden Anatomie der Retina. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXVIII, 1886.
91) Schoen, W., Zonula und Ora serrata. Anat. Anz., Bd. X, 1895.
92) Schwalbe, G., Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane, Erlangen 1887.
93) Shaerer, C., On the nerf terminations in the Selachian cornea. Journ. of comparat. Neurology, Vol. VIII, Granville 1898.
94) Soemmerring, D. W., De oculorum sectione horizontali, Göttingen 1818.
95) v. Szily, A., Zur Anatomie und Entwickelungsgeschichte der hinteren Irisschichten mit besonderer Berücksichtigung des Musculus sphincter iridis des Menschen. Anat. Anz., Bd. XX, 1902.
96) — Zur Glaskörperfrage. Anat. Anz., Bd. XXIV, 1904.
97) Tiesing, B., Ein Beitrag zur Kenntnis der Augen-, der Kiefer- und Kiemenmuskulatur der Haie und Rochen. Jenaische Zeitschr., Bd. XXX, 1896.
98) Tornatola, S., Nota di embriologia oculare, Messina 1901. (Mir nur im Referat zugänglich.)
99) Triepel, Einleitung in die physikalische Anatomie, Wiesbaden 1902.
100) Virchow, H., Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Auges. Habilitationsschrift, Berlin 1882.
101) — Ueber die Form der Falten des Corpus ciliare bei Säugetieren. Morphol. Jahrb., Bd. XI, 1886.
102) — Ueber die Augengefäße der Selachier. Arch. f. Physiol., 1890, und Sitzungsber. d. Ges. naturw. Freunde Berlin, 1893.
103) — Fächer, Zapfen, Leiste, Polster, Gefäße im Glaskörperraume von Wirbeltieren, sowie damit in Verbindung stehende Fragen. Merkel-Bonnet, Bd. X, 1901.
104) — Ueber den Tenonschen Raum und die Tenonsche Kapsel. Sitz.-Ber. Akad. d. Wiss., phys.-math. Klasse, Berlin, 1902.
105) de Waele, K., Sur l'embryologie de l'œil des poissons. Note préliminaire. Bull. du Mus. d'Histoire naturelle, 1900. (Mir nur im Referat zugänglich.)
106) — Recherches sur l'anatomie comparée de l'œil des vertébrés. Internat. Monatsschrift f. Anatomie u. Physiol., Bd. XIX, 1901.
107) Weiss, L., Ueber das Wachstum des menschlichen Auges. Anat. Hefte, 1897.
108) Wiedersheim, R., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Jena 1902.

Erklärung der Figuren-Tafel.

Tafel XXIX.

Fig. 1. Querschnitt durch den Pupillarrand der Iris von Acanthias acanthias, entpigmentiert. Man sieht das epitheliale innere Blatt (*i.b*) und das teilweise aus indifferenten Zellen (?) (*i.z*), größtenteils aber aus als Sphincter (*sph*) und Dilatator (*dil*) wirkenden Epithelmuskelzellen bestehende äußere Blatt (*i.b*) der Pars iridiaca retinae an der Unterseite der Pars mesoblastica iridis (*p.m.i*). Durch Schrumpfung sind die Epithelmuskelzellen teilweise voneinander, teilweise vom inneren Retinablatte getrennt. 300 : 1.

Fig. 2. Flächenschnitt durch die Iris von Acanthias acanthias, reine Kernfärbung, zeigt die Pars mesoblastica iridis (*p.m.i*), die pigmentierten Epithelmuskelzellen des am Pupillarrande (*p.r*) gelegenen Sphincters (*sph*) und des weiter außen gelegenen Dilatators (*dil*), sowie die pigmentierten Epithelzellen des inneren Blattes der Pars iridiaca retinae (*i.b*). 300 : 1.

Fig. 3. Schnitt durch die Papille des Linsenmuskels (*p.l.m*) von Acanthias blainvilli, reine Kernfärbung. Der Schnitt ist parallel der die Linse im Insertionspunkt des Linsenmuskels berührenden Ebene geführt. Die zur Höhe der Papille emporstrebenden Ciliarfalten (*c.f*) enthalten je ein Gefäß (*g*). An den Ciliarfalten ist das Außenblatt (*a.b*) der Retina pigmentiert, das Innenblatt (*i.b*) pigmentfrei. An den Seiten der Papille ist das Innenblatt (*i.b*) pigmentiert, das Außenblatt bildet die pigmentierten Epithelmuskelzellen des Linsenmuskels. 150 : 1.

Fig. 4. Schnitt, schräg durch eine Ciliarfalte von Mustelus geführt. *a.b*, *i.b* wie vorher, *bdg* Bindegewebe. 300 : 1.

Fig. 5. Querschnitt durch den Pupillarrand der Iris von Mustelus. Buchstabenbezeichnungen wie in Fig. 1. 300 : 1.

Fig. 6. Querschnitt durch das Tapetum lucidum von Squatina squatina. *p.z.z* Schicht von Pigmentzellen, deren Fortsätze (*p.z*) im spitzen Winkel gegen das Außenblatt der Retina (*a.b*) stehen, Zwischen zwei solchen Fortsätzen liegt je eine (hier nicht sichtbare), Kristalle enthaltende Zelle. *g* Gefäß, *e* Endothel der Chorioidea 900 : 1.

Fig. 7. Stäbchen und Zapfen von Squatina squatina. *st.z* Stäbchen- und Zapfenschicht, *m.l.e* Membrana limitans externa, *a.k* äußere Körner. 1500 : 1.

Fig. 8. Stäbchen und Zapfen (*st.z*) von Mustelus. 1000 : 1.

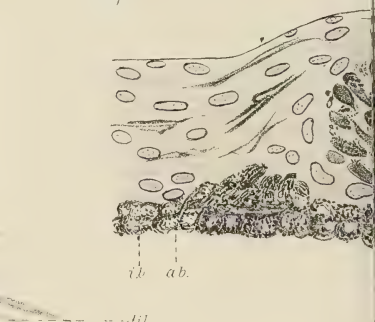
Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2957



Fig. 1.



Fig. 2.



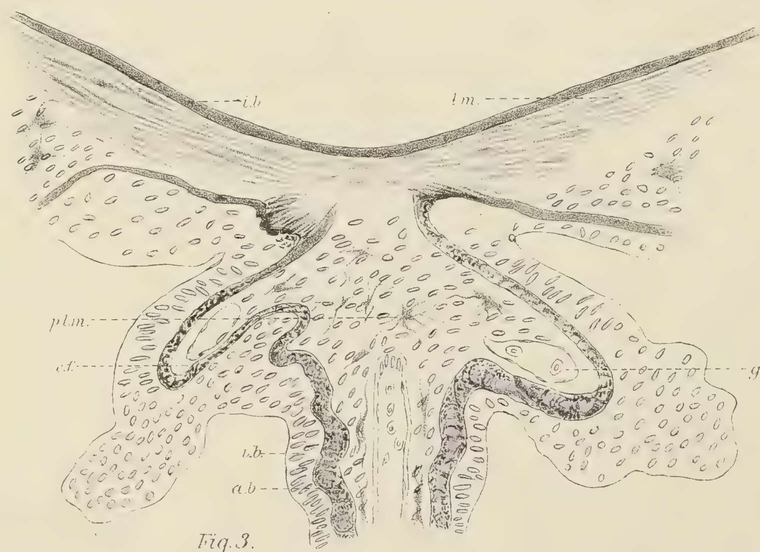


Fig. 3.



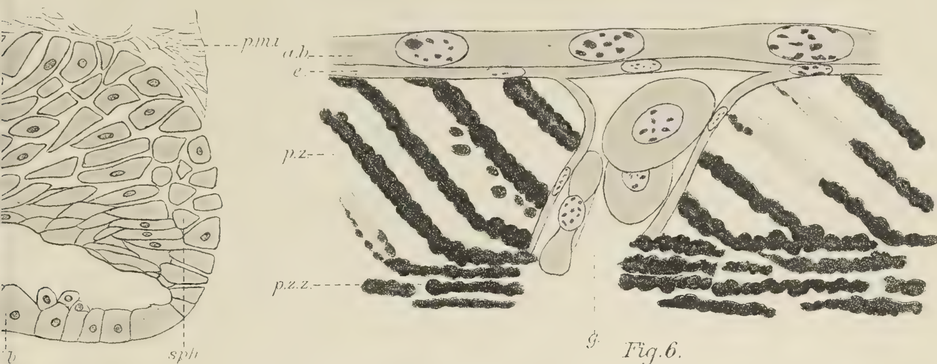


Fig. 6.

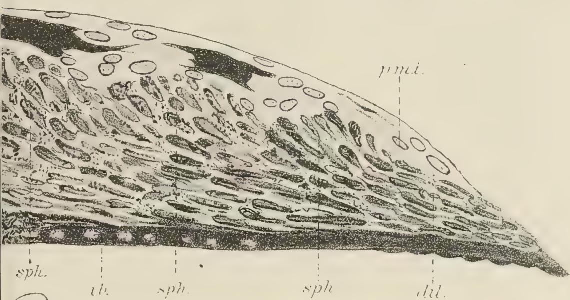


Fig. 5.

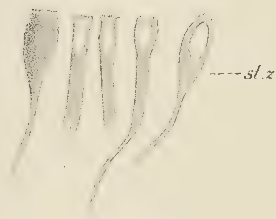
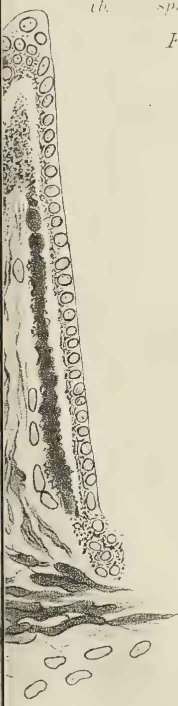


Fig. 8.



.4.

a.k.
m.l.e.
st.z.

Fig. 7.

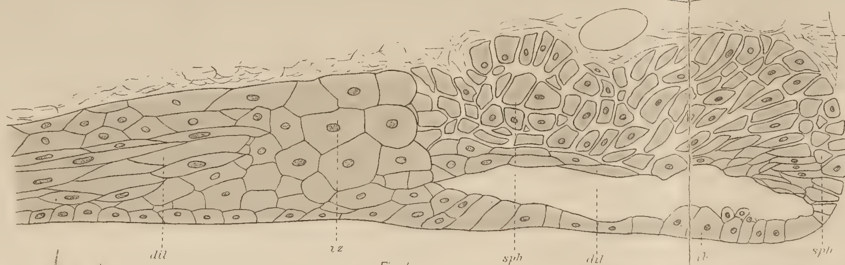


Fig. 1.

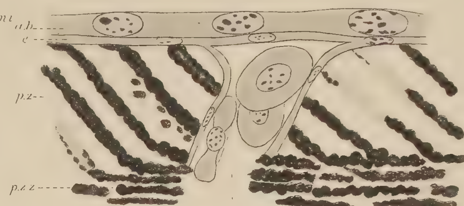


Fig. 6.



Fig. 2.

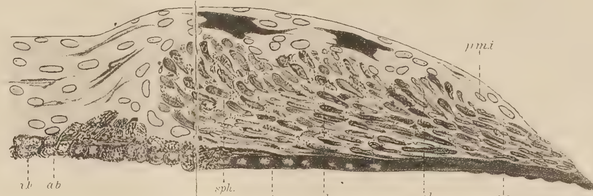


Fig. 5

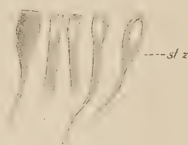


Fig. 8.

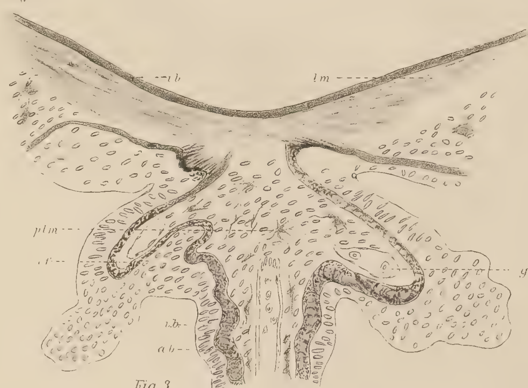


Fig. 3.

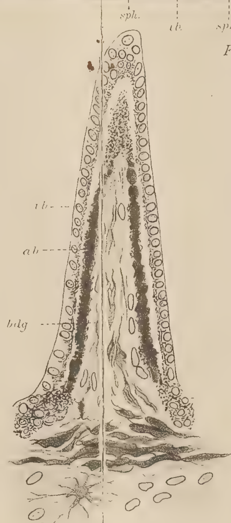


Fig. 4.

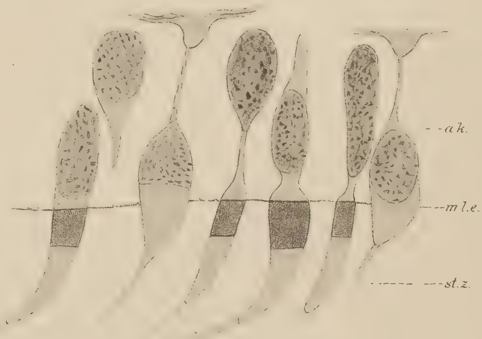


Fig 7.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.
Lithographie v. E. Schaal, Jena

Fortsetzung von Seite 2 des Umschlags.

Ant. Reichenow, Uebersicht der auf der deutschen Tiefsee-Expedition gesammelten Vögel. Mit 2 Tafeln. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 4 M.

Bruno Jurich, Die Stomatopoden der deutschen Tiefsee-Expedition. Mit 6 Tafeln. Preis: 13 M.

Bd. VIII, Lief. I.

Joh. Thiele, Die Leptostraken. Mit 4 Tafeln. Preis für Abnehmer des ganzen Werkes: 8 M. 50 Pf.

Bd. IX, Lief. I.

Johannes Meisenheimer. Pteropoda. Mit 27 Tafeln, 9 Karten und 35 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 120 M., Vorzugspreis: 100 M.

Bd. X, Lief. I u. II.

Kapitän W. Sachse, Das Wiederauffinden der Bouvet-Insel durch die deutsche Tiefsee-Expedition. Mit 9 Tafeln und 1 Abbildung im Text. Einzelpreis: 18 M., Vorzugspreis: 16 M.

F. Zirkel und R. Reinisch, Petrographie. I. Untersuchung des vor Enderby-Land gedredschten Gesteinsmaterials. Mit 1 Tafel und 6 Abbildungen im Text. Einzelpreis: 3 M., Vorzugspreis: 2 M. 50 Pf.

Bd. XI, Lief. I.

Franz Eilhard Schulze. Die Xenophyophoren, eine besondere Gruppe der Rhizopoden. Mit 8 Tafeln. Einzelpreis: 20 M., Vorzugspreis: 16 M. 50 Pf.,

---

Ueber die Biologie in Jena während des 19. Jahrhunderts. Vortrag gehalten in der Sitzung der medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft am 17. Juni 1904. Von Dr. **Ernst Haeckel,** Prof. an der Universität in Jena. Preis: 50 Pf.

Beiträge zur einer Trophocöltheorie. Betrachtungen und Suggestionen über die phylogenetische Ableitung der Blut- und Lymphbehälter, insbesondere der Articulaten. Mit einem einleitenden Abschnitt über die Abstammung der Anneliden. Von Dr. **Arnold Lang,** Professor der Zoologie und vergleichenden Anatomie a. d. Univ. und am Eidg. Polytechnikum in Zürich. Mit 6 Tafeln und 10 Textfiguren. Preis: 16 Mark.

Die Inlandstämme der Malayischen Halbinsel. Wissenschaftiche Ergebnisse einer Reise durch die vereinigten Malayischen Staaten. Von Dr. **Rudolf Martin,** a. o. Professor der Anthropologie und Direktor des anthropologischen Institutes der Universität Zürich. Mit 137 Textabbildungen, 26 Tafeln und 1 Karte. Preis: 60 Mark.

Normentafel zur Entwicklungsgeschichte der Zauneidechse (Lacerta agilis). Von Dr. **Karl Peter** in Breslau (jetzt Professor in Greifswald). Mit 4 Tafeln und 14 Figuren im Text. 1904. (Bildet zugleich Heft IV der „Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere", herausgegeben von Prof. Dr. F. Keibel, Freiburg i. Br. 1904. Preis: 25 Mark.

Die Entwickelungsgeschichte der Kreuzotter (Pelias berus Merr.) Teil I: Die Entwickelung vom Auftreten der ersten Furche bis zum Schlusse des Amnios. Bearbeitet von Dr. med. **Emil Ballowitz,** a. o. Professor der Anatomie und Prosektor am anatomischen Institut der Universität Greifswald. Mit 10 lithographischen Tafeln und 59 Textfiguren. 1904. Preis: 40 Mark.

Untersuchungen über den Bau der Brachiopoden. Von Dr. **Friedrich Blochmann,** Professor an der Universität Tübingen. Erster Teil. Mit 7 Tafeln und 7 Blatt Erklärungen. 1892. Preis: 25 Mark. Zweiter Teil. Die Anatomie von Discinisca Lamellosa (Broderip) und Lingula Anatina Bruguière. Mit einem Atlas von 12 lithographischen Tafeln und 14 Abbildungen im Text. 1900. Preis: 30 Mark. Preis für das vollständige Werk: 55 Mark.

Frommann'sche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 2957

